

Série A — N° 4194
N° d'Ordre : 2061

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Renée DÉRIAUD

Licenciée ès-sciences

1^{re} THÈSE. — Recherches sur l'excitation électrique par interruption de courant.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 3 Mai 1929 devant la Commission d'examen

MM. LAPICQUE, *Président*

DEREIMS

GUILLIERMOND

} *Examineurs*

A. CHAHINE

7, RUE DE CONDÉ

PARIS

Série A — N° 1194
N° d'Ordre : 2061

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Renée DÉRIAUD

Licenciée ès-sciences

1^{re} THÈSE. — Recherches sur l'excitation électrique par interruption de courant.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 3 Mai 1929 devant la Commission d'examen

MM. LAPICQUE, *Président*

DEREIMS

GUILLIERMOND

} *Examineurs*

A. CHAHINE

7, RUE DE CONDÉ

PARIS

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires..... P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. }
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
R. DONGIER.
E. HÉROUARD.

ÉMILE PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET..... Électrotechnique générale.
F. WALLERANT..... Minéralogie.
H. ANDOYER..... Astronomie.
P. PAINLEVÉ..... Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND.. Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... Chimie générale.
Émile BOREL..... Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS..... Aviation.
Jean PERRIN..... Chimie physique.
Rémy PERRIER..... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM..... Physique.
M. MOLLIARD..... Physiologie végétale.
E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE..... Physiologie générale
E. VESSIOT..... Théorie des fonctions et théorie
des transformations

Professeurs.....
A. COTTON..... Physique générale
J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie
Charles FABRY..... Physique.
Charles PÉREZ..... Zoologie.
Léon BERTRAND... Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU..... Théories chimiques.
E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
P. PORTIER..... Physiologie comparée.
É. BLAISE..... Chimie organique.
P.-A. DANGEARD... Botanique.
Paul MONTEL..... Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT... Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.
G. JULIA..... Mathématiques générales.
A. MAILHE..... Étude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géographie physique et géologie dynamique
Eugène BLOCH.... Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT.... Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... Géologie.
P. PASCAL..... Chimie appliquée.
N..... Chimie générale.



E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseig. P.C.N.)	G. BRUHAT.....	Physique.
V. AUGER.....	Chimie analytique.	H. MOUTON....	Chimie physique.
M. GUICHARD....	Chimie minérale.	I. JOLEAU.....	Paléontologie.
A. GUILLET.....	Physique.	M. JAVILLIER...	Chimie biologique.
G. MAUGUIN....	Minéralogie.	A. DUFOUR.....	Physique (P.C.N.).
L. BLARINGHEM.	Botanique.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.	ROBERT-LÉVY...	Zoologie.
A. DEREIMS.....	Géologie.	L. DUNOYER....	Optique appliquée.
A. DENJOY.....	Calcul différent et intégr.	A. GUILLIERMOND	Botanique (P.C.N.).
H. BÉNARD.....	Physique (P.C.N.).	A. DEBIERNE....	Radioactivité.
E. DARMOIS.....	Physique.		

Secrétaire..... Daniel TOMBECK

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

Grâce aux travaux des électrophysiologistes de ces trente dernières années, et en particulier de Hoorweg, G. Weiss, Keith Lucas, et surtout de L. et M. Lapicque, l'électrophysiologie s'est renouvelée ; elle nous offre maintenant des méthodes de recherche sûres qui ont permis d'établir avec une précision remarquable les lois de l'excitation électrique des tissus vivants par les passages de courant.

L. Lapicque a introduit dans la science la notion de vitesse d'excitabilité, vitesse caractérisée par une unité de temps propre à chaque tissu. Ce temps caractéristique, d'une importance fondamentale, auquel il a donné le nom de chronaxie, est aujourd'hui connu de tous les électrophysiologistes et sert de base à leurs mesures. La physiologie possède donc actuellement une méthode simple qui rend compte avec précision de l'influence du temps dans le processus d'excitation des tissus vivants.

La plupart des études portant sur l'excitation électrique se rapportent à des passages de courant, tant pour l'obtention d'une excitation à l'établissement du courant

(excitation de fermeture), que pour celle correspondant à sa rupture (excitation d'ouverture).

Mais s'il est possible de mettre en jeu le fonctionnement des tissus excitables en les soumettant à un courant électrique d'intensité suffisante pendant un temps de passage donné, on peut également *en suspendant pendant un temps convenable le passage d'un courant qui les traverse* et à condition bien entendu que l'intensité soit assez élevée, obtenir des excitations soit à la rupture du courant, soit à son rétablissement.

Or, tandis que nous possédons à l'heure actuelle de nombreux documents, des études complètes et approfondies concernant l'excitation électrique par passage de courant, au contraire, sur les interruptions de courant la documentation demeure encore extrêmement restreinte. Les travaux sur le sujet lui-même sont très rares, le plus souvent ce ne sont que de simples constatations purement qualitatives, faites accessoirement au cours d'autres recherches.

Les interruptions de courant n'ont pas encore, à notre connaissance, été l'objet de recherches d'ensemble ; c'est pourquoi il nous a paru intéressant d'en faire une étude systématique. C'est le but de ce présent travail, qui comprendra trois parties :

Dans une *première partie*, nous avons cru utile de résumer les résultats concernant l'excitation par les passages de courant, tant pour l'excitation de fermeture (travaux de G. Weiss, Keith Lucas, L. et M. Lapicque) que pour l'excitation d'ouverture (H. Cardot et H. Laugier).

Nous rappellerons les lois générales de l'excitation électrique, en mettant en évidence la notion de chronaxie, notion capitale pour la compréhension des phénomènes physiologiques dans le nerf et dans le muscle.

Nous indiquerons les relations entre le temps de passage du courant et son intensité en ce qui concerne

l'excitation d'ouverture et comment on a pu déterminer une constante de temps de passage pour l'ouverture.

Dans une *deuxième partie*, nous examinerons au début les quelques travaux publiés sur l'excitation électrique au moyen d'interruptions de courant (auxquels nous avons fait précédemment allusion), et, puisque ces travaux précèdent immédiatement nos propres expériences, nous en ferons en passant, l'étude critique.

Nous exposerons alors nos recherches personnelles :

Lorsqu'on fait une interruption brève de courant il est nécessaire et assez délicat de distinguer l'excitation qui se produit à la rupture du courant (ouverture), de celle qui se manifeste au rétablissement dudit courant (2° fermeture). Nous avons réussi à faire cette distinction soit en employant le procédé de la section thermique, lorsqu'il s'agissait du nerf, soit en choisissant des objets d'expérience dont la réponse est différente à l'ouverture et à la fermeture (ventricule de l'escargot).

Notre étude portera donc :

d'une part sur l'excitation correspondant à la fermeture du courant qui suit l'interruption (2° fermeture) ;

d'autre part sur l'excitation correspondant à l'ouverture du courant précédant l'interruption.

Dans ces conditions, nous avons établi pour ces deux cas bien distincts comment en fonction des temps d'interruption variait l'intensité liminaire, et pour l'ouverture et pour la fermeture..

La connaissance de ces relations nous a amenée à déterminer deux nouvelles constantes de temps caractéristiques des temps d'interruption.

Ces premiers résultats ayant été obtenus sur des tissus rapides, nous nous sommes proposé d'en généraliser la portée en les étendant à des tissus lents.

Nous avons ensuite cherché quel était le temps utile d'interruption et dans quelle mesure on peut le comparer au temps utile de passage de courant pour les exci-

tations de fermeture et celles d'ouverture. Si, avec l'instrumentation dont nous disposions à ce moment, nous n'avons pu préciser la valeur du temps utile d'interruption, les expériences dirigées dans ce sens nous ont du moins permis d'en déterminer l'ordre de grandeur.

Nous nous sommes enfin demandé quelle pouvait être l'influence du temps de passage de courant précédant l'interruption, sur la valeur de la nouvelle constante étudiée par nous pour l'excitation d'ouverture.

Dans une *troisième partie*, nous verrons dans quelle mesure les excitations par interruptions de courant peuvent se rapprocher des excitations par passages de courant. Nous présenterons quelques essais d'interprétation des résultats de nos recherches et dirons comment il nous paraît qu'on peut les rattacher aux plus récentes hypothèses physico-chimiques relatives à l'excitation électrique.

M. le Professeur Lapique conçoit l'enseignement supérieur comme devant développer les questions jusqu'aux limites de la connaissance, pour susciter des recherches nouvelles : c'est en écoutant ses leçons que nous avons compris l'intérêt et la portée des études d'électrophysiologie.

Nous n'oublierons jamais tout ce que nous lui devons pour nous avoir accueillie dans son laboratoire. Non seulement nous y avons fait en entier le présent travail, mais nous n'avons cessé d'y profiter de ses conseils expérimentés ; en particulier, combien fructueuses ont été pour nous les discussions si fécondes des réunions du laboratoire.

M. le Professeur Lapique sait tout ce que nous devons à son enseignement et que c'est sous l'influence immédiate de ses idées que nous avons été amenée à chercher dans quelle mesure les lois de Millner,

relatives à la polarisation d'un modèle physique, pouvaient partiellement expliquer les excitations par interruptions de courant. C'est à la lumière de ses récents travaux que nous nous sommes proposé de chercher une interprétation logique à nos résultats expérimentaux.

Qu'il veuille bien trouver au début de cette thèse l'expression de notre respectueuse et sincère gratitude.

Qu'il me soit permis également de remercier Mme Lapicque ; ce n'est jamais en vain que nous avons fait appel à sa compétence ; ses bienveillants avis nous ont été maintes fois des plus utiles. Sa présence constante au laboratoire, sa vie de travail et de recherche sont pour tous un exemple.

A M. H. Laugier, chef des travaux, qui, non seulement nous a initiée aux méthodes électrophysiologiques, mais encore nous a indiqué ce sujet de thèse, qui nous a sans cesse guidé de ses précieux conseils et de ses sages critiques, en qui nous n'avons cessé de trouver un appui sûr, ferme et éclairé, nous tenons à exprimer notre bien vive reconnaissance. Nous sommes heureuse de pouvoir lui dire combien il nous a été agréable de travailler sous sa direction, et que notre plus vif désir est de poursuivre des recherches d'électrophysiologie dont, nous l'espérons, ce travail ne constituera qu'un début.

M. G. Stodel, maître de Conférences, a trop puissamment contribué à l'orientation générale de notre culture dans les sciences biologiques, pour que nous ne profitons pas de la circonstance qui s'offre à nous aujourd'hui, de lui manifester nos sentiments reconnaissants.

Bien qu'il ne nous ait pas directement dirigée au cours de ces recherches, la fermeté de son jugement, ses avis, sa bienveillance, ont toujours été pour nous un précieux encouragement.

C'est un plaisir pour moi de rappeler ici que toutes les recherches qui font l'objet de ce travail ont été faites avec ma sœur Mlle Suzanne Dériaud. Elle s'est toujours refusée à signer avec moi les notes déjà publiées sur ce sujet ; je tiens à la remercier en cette occasion de sa collaboration affectueuse et désintéressée, qui m'a permis de mener à bien des expériences d'une technique délicate, parfois difficile, et qu'il m'eût été souvent impossible de conduire seule jusqu'au bout.

Décembre 1928.

EXCITATION ÉLECTRIQUE

PAR PASSAGE DE COURANT

Ondes Rectangulaires

Pour exciter un tissu vivant à l'aide d'un courant électrique, une des formes de courant le plus anciennement employée est l'onde rectangulaire. Il convient tout d'abord de la définir : lorsqu'on ferme brusquement un courant d'intensité I , que ce courant passe pendant un temps donné t_1 , puis est brusquement interrompu, on obtient une onde rectangulaire (fig. 1).

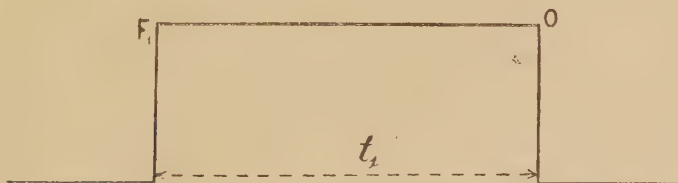


Fig 1.

Si l'intensité et le temps de passage sont convenablement choisis, il y a une excitation de fermeture F_1 et une excitation au moment où le courant est interrompu, c'est l'excitation d'ouverture O .

Dans nos recherches, à la suite de l'ouverture O, et après un certain temps d'interruption t_2 , le courant est à nouveau rétabli brusquement (fig. 2), il est, dans

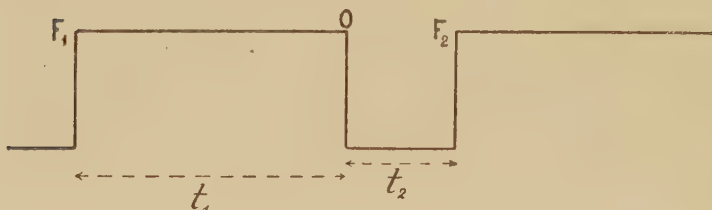


Fig. 2.

certaines conditions, possible d'obtenir une autre excitation correspondant à cette nouvelle fermeture F_2 .

Tout d'abord, voyons quelles sont les lois de l'excitation électrique par les ondes rectangulaires.

1°) Les relations entre l'intensité du courant et sa durée pour l'obtention d'une excitation de fermeture.

2°) Ces mêmes relations pour l'obtention d'une excitation d'ouverture.

Excitation de Fermeture

C'est à FICK, 1863 (13), qu'il faut s'adresser pour trouver une première indication concernant la relation qui, sur un tissu déterminé, unit l'intensité du courant électrique excitant à sa durée. Ses expériences permettent de se rendre compte de la forme générale de la relation. L'intensité liminaire, constante pour des durées de passage prolongées, prend, pour les temps courts, une valeur qui s'élève de plus en plus rapidement à mesure que les durées diminuent.

C'est cette relation qu'ENGELMANN (1870) retrouve (11) (12) sur l'uretère du lapin.

Les expériences d'Engelmann l'ont conduit à envisager, sans d'ailleurs la préciser, ni même en donner une mesure approximative, la notion d'un « temps physiologique » qui peut être considéré comme la première intuition d'une différence dans la manière dont le temps

intervient pour l'excitation des différents tissus vivants.

G. WEISS (53) fait les premières déterminations précises relatives à l'excitation par les ondes électriques rectangulaires. Ses recherches ont porté le plus souvent sur la préparation neuro-musculaire sciatique gastrocnémien de grenouille. L'appareil qu'il utilisait était son rhéotome balistique.

L'auteur montre comment varie la quantité d'électricité liminaire (*) en fonction de la durée de l'excitation. Il admet que la quantité d'électricité nécessaire pour obtenir le seuil d'excitation croît avec le temps suivant une droite, cette droite ne passe pas par l'origine. Weiss exprime ainsi ses résultats :

$$q = a + bt$$

q est la quantité d'électricité liminaire ;

t le temps de passage du courant ;

a et b deux constantes caractéristiques du tissu étudié dans les conditions données.

L.&M. LAPICQUE (31) (33) ont montré que, en réalité, la droite des quantités n'exprime les résultats expérimentaux avec exactitude qu'entre des limites de temps relativement étroites. Pour les durées de passage extrêmement courtes, la courbe expérimentale s'infléchit vers les abscisses positives; pour les durées prolongées, au contraire, elle se relève vers l'axe des ordonnées ; on a donc affaire à une courbe en S.

Voici le détail d'une expérience de Lapique (29) où l'on voit nettement les inflexions de la courbe pour les temps courts et les temps longs. Les déterminations

(*) En général dans les expériences sur l'excitation électrique on ne détermine pas l'intensité liminaire mais le voltage ; la résistance du circuit étant pratiquement constante, le voltage liminaire peut être substitué à cette intensité. De même on exprime les quantités d'électricité par le produit VT qui leur est proportionnel.

sont faites au rhéotome balistique de Weiss. Les temps sont exprimés en millièmes de seconde ou σ

TEMPS	VOLTAGE	QUANTITÉ (VT)
0,33	175	57,75
0,66	115	75,90
1	92	92
1,5	76	114
2	68	136
2,5	64	160
3	61	183
∞	60	

Si l'on calcule la droite passant par les points ayant respectivement pour coordonnées (1,92) et (2,136) correspondant à des temps moyens de l'expérience ci-dessus, on voit que le point d'abscisse 0,33 (temps court) a pour ordonnée 62,52, chiffre supérieur à la valeur expérimentale. Le point expérimental est donc au-dessous du point calculé. Au contraire, pour le temps 3 (long) le calcul donne pour l'ordonnée 180, et l'expérience 183. La courbe réelle est donc dans cette région au-dessus de la droite.

Si l'on considère les intensités nécessaires pour obtenir le seuil de l'excitation (intensités liminaires), on voit que l'intensité diminue quand le temps de passage augmente, mais qu'elle ne diminue pas indéfiniment. Il y a une intensité minima limite ; au-dessous de cette valeur on n'obtient jamais de réponse, quelle que soit la durée de passage de courant. Cette intensité minima, ce seuil fondamental, ancien seuil galvanique des électrothérapeutes, est ce que Lopicque a appelé la « rhéobase ».

La relation entre l'intensité et le temps de passage du courant se trouve dans la formule de Weiss identique au fond à celle de HOORWEG (17) exprimée par la formule :

$$l = \frac{a}{t} + b$$

Cela revient à assimiler la courbe des intensités à une branche d'hyperbole équilatère. Nous venons de voir que cette formule n'est qu'approchée.

De nombreux auteurs ont vainement essayé de re-

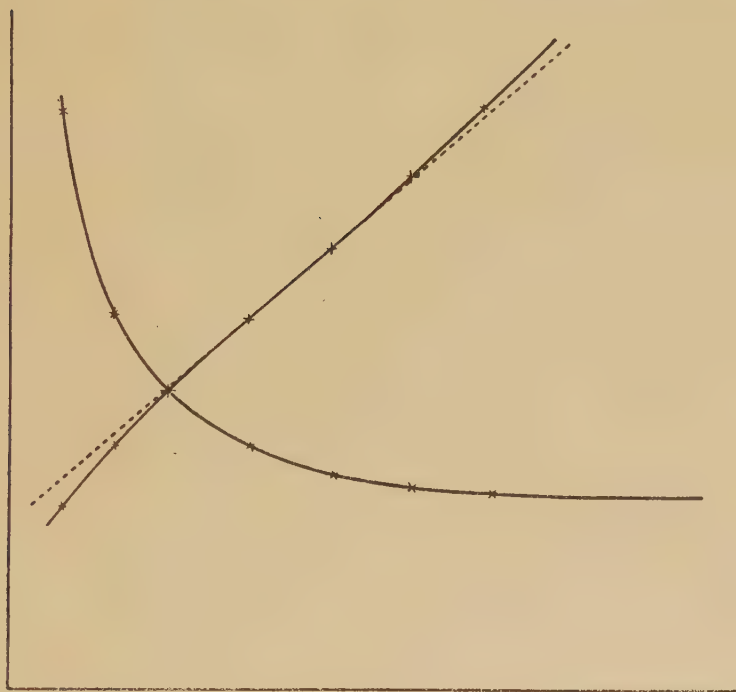


Fig. 3.

présenter mathématiquement les faits expérimentaux concernant les excitations électriques par passages de courant. Devant l'impossibilité de traduire par une formule exacte toutes les données de l'expérience, L. & M. Lapicque ont alors cherché à caractériser la loi expérimentale d'excitation par une constante empirique.

L'examen de la courbe expérimentale des intensités (fig. 3) permet de voir qu'il y a une durée de passage de courant au-dessous de laquelle il faut élever le seuil

fondamental d'intensité « la rhéobase » pour obtenir une réponse.

Les auteurs (32) (34) (42), par des recherches systématiques sur des tissus extrêmement variés, ont trouvé pour ce temps limite des valeurs s'échelonnant entre quelques dix millièmes de secondes et plusieurs secondes. Mais, observation particulièrement intéressante, cette durée est liée d'une manière très étroite à la vitesse de contraction du muscle considéré. Elle est sensiblement la même sur un muscle donné de tous les sujets d'une même espèce, différente, au contraire, d'un muscle à l'autre chez le même animal si ces muscles ont des vitesses de contraction différentes et enfin, dans une très large mesure, indépendante des conditions expérimentales. On a donné à cette durée limite le nom caractéristique de « temps utile ».

Or, si l'on considère la courbe représentative de la loi d'excitation, on voit que cette durée limite est pratiquement assez difficile à déterminer avec précision. La plus légère erreur dans la détermination du seuil fondamental a une répercussion importante sur la valeur correspondante du temps. L. & M. Lapicque ont alors défini une caractéristique de détermination plus facile, « la chronaxie » : durée de passage de courant nécessaire pour obtenir le seuil de l'excitation avec une intensité double de la rhéobase.

Pour déterminer la chronaxie, on cherche l'intensité liminaire avec un courant à début brusque de longue durée : c'est la rhéobase. (Pratiquement on mesure le voltage rhéobasique, car on opère toujours avec des circuits à résistance constante). On détermine ensuite quelle est la durée de passage à employer pour avoir une réponse avec un voltage double du voltage rhéobasique ; cette durée est la chronaxie.

Dans la pratique, la recherche de la rhéobase peut se faire facilement à l'aide d'une simple clef à main ; pour obtenir la chronaxie avec des ondes rectangulaires, il est nécessaire de recourir aux rhéotomes ; mais lorsque les tissus étudiés sont de petite chronaxie, les durées

étant de l'ordre du dix millième de seconde, il faut un appareil susceptible de les mesurer avec précision. Le rhéotome de Weiss donne dans ce cas des résultats suffisamment exacts ; mais son emploi est long et difficile ; en particulier il ne saurait permettre de suivre fidèlement une évolution de la chronaxie à marche rapide.

L. Lapique (27) a mis au point une technique qui permet de mesurer rapidement la chronaxie avec une extrême simplicité : la mesure de la chronaxie par l'emploi de décharges de condensateurs.

On cherche la valeur du voltage rhéobasique, soit avec un courant constant à début brusque, soit à l'aide d'une décharge de condensateur de très grande capacité. On double alors le voltage ainsi trouvé et on détermine quelle est la capacité qui, déchargée à travers le tissu, donne le seuil de l'excitation. Cette capacité est la *capacité chronaxique*.

La valeur de la chronaxie en secondes est donnée par la formule :

$$\text{Chronaxie} = 0,37. R. C.$$

où R est la résistance du circuit de décharge exprimée en ohms :

C la capacité chronaxique exprimée en farads ;
et 0,37 un coefficient de transformation déterminé expérimentalement par L. & M. Lapique (36).

Nous-même avons constamment eu recours à cette méthode des condensateurs pour vérifier la chronaxie de l'objet en expérience et en contrôler ainsi la stabilité ; nous l'avons également employée toutes les fois que nous voulions comparer la valeur de la chronaxie à celle des nouvelles constantes que nous cherchions à mettre en évidence. Elle nous a rendu les plus grands services, parce que simple et rapide, au cours d'expériences déjà très longues en elles-mêmes.

Si l'on examine de plus près les deux paramètres de l'excitabilité définis plus haut, on constate que la rhéobase dépend, dans une très large mesure, des conditions expérimentales. La connaissance de la valeur exacte

de la rhéobase et sa stabilité seront d'une importance capitale au cours d'une même expérience. Si l'on ne modifie en rien le dispositif expérimental, les variations ou la constance de la rhéobase renseigneront sur les variations ou la conservation de l'excitabilité de la préparation. Cependant, dans la pratique, elle ne saurait servir de caractéristique objective d'excitabilité, variant nécessairement d'une expérience à l'autre. On ne peut donc actuellement comparer (au point de vue de leur excitabilité), deux tissus excitables par leurs rhéobases respectives, puisque celles-ci sont contingentes. La chronaxie, au contraire, étroitement liée à l'excitabilité du tissu, en exprimera les variations avec une remarquable fidélité.

L'excitabilité ne pouvait logiquement être caractérisée sans un paramètre chronologique, aussi, depuis que cette notion de vitesse d'excitabilité s'est précisée dans la physiologie, elle a donné lieu à toute une série de recherches extrêmement nombreuses et du plus haut intérêt, tant comme suggestions théoriques que comme applications pratiques.

Nous ne pouvons entreprendre d'exposer ici tous les travaux qui ont été faits sur la chronaxie (*), nous essaierons seulement de passer rapidement en revue les résultats acquis.

La chronaxie, « constante de temps relative à l'efficacité du courant électrique » (L. Lapicque), est la véritable unité de temps propre à chaque tissu excitable. Si, pour des tissus de rapidités fonctionnelles différen-

(*) Nous ne donnons pas la bibliographie complète de la question, se rapporter à :

L. LAPICQUE, « *L'Excitabilité en fonction du temps* », Presses Universitaires de France, 1926.

Voir également tous les mémoires et notes de L. et M. Lapicque et leurs élèves depuis 1903 :

C. R. de l'Académie des Sciences.

C. R. Société de Biologie.

Journal de Physiologie et de Pathologie générales.

Annales de Physiologie et de Physicochimie biologique.

Revue générale des Sciences, etc.

tes, on exprime le temps en « chronaxies » au lieu de le compter en secondes ou fractions de seconde, on voit que la loi de l'excitation électrique est la même pour tous les tissus excitables, si différente que soit la rapidité de leur fonctionnement. Cette constatation, cependant très simple, avait complètement échappé aux anciens auteurs.

La chronaxie caractérise une propriété très profonde de la matière vivante ; les recherches de L. & M. Lapicque ont montré que cette notion pouvait être utilisée pour caractériser tous les tissus excitables (muscles, nerfs, etc.)

Si l'on fait des mesures quantitatives sur les propriétés essentielles relatives à l'excitabilité des tissus vivants, on constate qu'elles sont toutes en relation étroite avec la chronaxie : (pouvoir de sommation, pente limite, valeur du temps utile, vitesse de contraction musculaire, rapidité de propagation de l'influx nerveux, durée et fréquence de l'onde de négativité fonctionnelle, etc.)

En résumé, on peut dire que toutes les fois que, dans une des manifestations quelconques du processus d'excitation d'un tissu vivant, le temps intervient, ce temps sera toujours une fonction, et souvent une fonction très simple de la chronaxie.

Dans le domaine pratique, la chronaxie a donné lieu à de nombreuses applications ; en pharmacodynamie, certaines études de toxicologie ne sauraient être précisées sans mesure de la chronaxie. L'étude des variations de la chronaxie d'un système neuro-musculaire permet d'établir une comparaison fine entre deux poisons différents ou entre deux concentrations d'un même poison.

En clinique, elle permet de diagnostiquer prématurément la dégénérescence d'un muscle, de suivre fidèlement l'évolution des lésions et d'en reconnaître la régénérescence bien avant que le fonctionnement musculaire ne soit rétabli (1).

Enfin, dans le domaine de la physiologie générale,

serrant de près le fonctionnement du système nerveux, L. & M. Lapique, ayant constaté expérimentalement qu'un muscle a toujours la même chronaxie que le nerf qui le commande, sont arrivés à la notion d'un accord chronologique délicat entre le muscle et son nerf moteur. C'est l'*isochronisme* du muscle et du nerf qui s'y rend isochronisme indispensable au fonctionnement du complexe neuro-musculaire. Cette conception nouvelle leur a permis d'établir une théorie originale de la curarisation, de l'action des poisons dits curarisants en général. Ces poisons sont désormais considérés comme des poisons *fonctionnels*. Leur action consiste essentiellement à créer un hétérochronisme entre le muscle et son nerf en faisant varier la chronaxie de l'un d'eux seul. L'accord chronologique nécessaire au fonctionnement de l'ensemble nerf-muscle étant détruit, le muscle ne répond plus lorsqu'on l'excite par son nerf, l'un et l'autre restant cependant excitablement directement.

En se basant sur cette conception d'une relation chronologique nécessaire entre un organe excitable et le nerf qui le commande, et en étendant cette notion à la mise en jeu des différents neurones constituant l'ensemble du système nerveux, L. Lapique a établi une théorie entièrement nouvelle, et extrêmement suggestive du fonctionnement général du système nerveux (25).

« La portée de la notion de Chronaxie est donc bien
« supérieure à celle d'une règle technique pour l'excitation, ou d'un repère numérique pour la neuro-pathologie ou la pharmacodynamie. La valeur du temps
« dans ce phénomène artificiel qu'est l'excitation électrique, s'applique au fonctionnement normal de l'élément ainsi interrogé. Et, par suite, la chronaxie nous
« révèle une modalité profonde, une propriété essentielle de chaque organisation particulière de la matière vivante. » (L. Lapique) (29).

Excitation d'Ouverture

En ce qui concerne l'excitation par passages de courant, la documentation scientifique est beaucoup plus

riche sur l'excitation de fermeture que sur celle d'ouverture. Dans ce domaine en effet, l'imprécision et la confusion ont longtemps régné.

Pour obtenir une excitation d'ouverture, il faut, après un passage de courant constant d'une certaine durée, faire une rupture brusque du courant excitant. Si la durée de passage a été suffisante (pratiquement infinie), le voltage liminaire correspondant est le *seuil fondamental d'ouverture*, c'est-à-dire une caractéristique tout à fait comparable au voltage rhéobasique, à la rhéobase de Lapicque. C'est, en effet, la valeur du voltage au-dessous de laquelle on n'obtient jamais de réponse à l'ouverture du courant quelle qu'en ait été la durée préalable.

Pour obtenir expérimentalement avec précision ce seuil fondamental d'ouverture, on se heurte à un grand nombre de difficultés pratiques. En particulier il est le plus souvent d'une grande instabilité; dans l'étude de l'excitation d'ouverture, cette instabilité rencontrée par les anciens auteurs explique les contradictions que l'on trouve à tout instant dans leurs travaux.

Dans ces dernières années, avec les recherches systématiques et sûres de H. CARDOT & H. LAUGIER (2) (3) (4) (45), la confusion qui régnait sur l'excitation d'ouverture s'est enfin dissipée. Ces auteurs, dans une série d'études conduites méthodiquement, sont arrivés à préciser les conditions dans lesquelles on peut obtenir une excitation d'ouverture à seuil stable. Ces travaux, qui éclairent singulièrement les résultats semblant jusque là obscurs de leurs prédécesseurs, leur ont permis d'aborder avec sûreté l'étude quantitative des lois d'excitation électrique pour l'obtention d'une excitation à la rupture brusque d'un courant constant. (Ici le courant ouvert n'est pas rétabli à nouveau, il reste indéfiniment ouvert).

H. Cardot & H. Laugier ont établi la relation qui existe entre la durée de passage de courant et son intensité pour la production de l'excitation d'ouverture. Leurs recherches qui ont porté sur des tissus de rapidi-

tés fonctionnelles différentes, c'est-à-dire de différentes chronaxies, les ont amenés aux conclusions générales suivantes :

La relation qui unit la durée de passage de courant à l'intensité liminaire est, en première approximation, hyperbolique comme celle déjà établie pour l'excitation de fermeture :

Par suite la relation qui lie la quantité d'électricité liminaire à la durée de passage de courant pour obtenir une rupture efficace est approximativement une droite.

Il importe de remarquer que, comme pour l'excitation de fermeture, la loi linéaire ne traduit qu'à une approximation très lâche les résultats expérimentaux ; pour les temps courts, ceux-ci s'écartent systématiquement de la simple droite et donnent une incurvation nette de la courbe vers les abscisses positives.

La relation entre la durée de passage du courant et son intensité pour obtenir une excitation d'ouverture rappelant celle déjà vue pour la fermeture. H. Cardot & H. Laugier ont pu déterminer une constante de temps T caractérisant les tissus pour l'excitation d'ouverture, comme la chronaxie les caractérise pour l'excitation de fermeture.

C'est le temps de passage liminaire qui donne une excitation à la rupture du courant avec une intensité double de celle du seuil fondamental. Cette nouvelle constante, fonction de la chronaxie, semble en rapport simple avec cette dernière ; elle est environ 10 fois plus grande sur un même tissu ; elle pourra, par conséquent, comme la chronaxie, rendre compte de la rapidité fonctionnelle, de la vitesse d'excitabilité. Mais, là encore, les difficultés techniques qu'on rencontre toujours quand on travaille sur l'excitation d'ouverture, rendent peu opportun l'emploi de la constante T dans la pratique courante.

Tels sont, dans leurs grandes lignes, les résultats acquis sur cette partie de la physiologie qui a trait aux excitations électriques par passage de courant.

EXCITATION ELECTRIQUE

PAR INTERRUPTION DE COURANT

Après avoir dans le chapitre précédent résumé aussi brièvement que possible les notions pratiques et théoriques sur l'excitation électrique par passage de courant, nous allons maintenant aborder nos recherches personnelles sur l'excitation électrique par les interruptions de courant. Nous dirons comment nous en avons établi les lois, en quoi celles-ci se rapprochent des excitations par ondes électriques rectangulaires et dans quelle mesure elles s'en écartent.

La technique courante, utilisée par tous les électrophysiologistes pour leurs recherches sur les excitations de fermeture et d'ouverture dans les conditions ordinaires de passages de courant, consiste à établir un courant dans la préparation en expérience, puis à en faire cesser le passage après un temps donné (Fig. 1, page 1). Les rhéotomes communément en usage en électrophysiologie : chronaximètre de Lapicque, pendule de Keith Lucas plus ou moins modifié, pendule de Helmholtz, rhéotome balistique de Weiss, etc... permettent de réaliser facilement les ondes électriques rectangulaires. La

fermeture et l'ouverture du courant doivent être aussi brusques que possible.

Or, si le courant, après avoir été ainsi brusquement ouvert, est à nouveau rétabli brusquement, avec la même intensité, la forme du courant obtenu est alors une onde rectangulaire suivie d'une interruption également rectangulaire (fig. 2, page 2). Dans ces nouvelles conditions d'excitation, pour obtenir soit une excitation d'ouverture à la rupture du courant, soit une excitation de fermeture au rétablissement du courant, il faut que la durée de l'interruption et l'intensité du courant interrompu aient des valeurs convenables, liées l'une à l'autre par des lois à déterminer. Ce sont ces relations que nous avons voulu établir dans ce travail.

La technique et le dispositif à employer pour faire des interruptions de courant, un peu plus compliqués que ceux destinés à étudier les ondes rectangulaires, seront décrits plus loin, avec le détail des expériences.

HISTORIQUE

Comme nous l'avons vu, les électrophysiologistes se sont peu préoccupés des interruptions de courant. Il faut remonter à FICK — 1863 — (13), pour trouver une première indication concernant le temps d'interruption nécessaire pour avoir une excitation d'ouverture; l'auteur observe que, avec des ruptures brèves de courant, pour obtenir une « excitation sensible », il faut employer une intensité plus forte que lorsque le courant reste indéfiniment ouvert.

En 1882, TIGERSTEDT (51), cherchant à établir une théorie de l'excitation d'ouverture, basée sur la dépolarisation du tissu en expérience, est amené, au cours de ses recherches, à faire des interruptions de courant. Son but étant tout autre que celui que nous poursuivons, les conditions expérimentales dans lesquelles il a dû se placer étaient de ce fait très différentes des nôtres, aussi nous est-il impossible de tirer de ce travail une conclu-

sion quelconque pour l'étude qui nous occupe ici.

Nous pensons qu'il n'est pas inutile de rappeler ici, bien que ne se rattachant pas directement à la question des excitations par interruptions de courant, quelques expériences de Lapique et de Weiss qui se rapportent aux conditions de durées de passage de courant pour l'excitation de fermeture.

Dans ces travaux, la lacune interrompait le passage de courant destiné à provoquer la première excitation de fermeture, passage dont la durée n'était jamais supérieure au temps utile, alors que dans notre étude l'interruption est pratiquée bien au-delà de ce temps utile, après que la première secousse de fermeture a déjà eu lieu.

Nous exposerons d'ailleurs à la fin de ce travail l'influence de la place de la lacune par rapport à cette excitation.

G. Weiss — 1901 — (54), considère uniquement les quantités d'électricité liminaires. Il opère sur des ondes rectangulaires de durées fixes, qu'il coupe par des interruptions rectangulaires, « des lacunes », et constate que le seuil de l'excitation est d'autant plus élevé que l'onde est plus fréquemment interrompue.

Ces expériences, portant sur la préparation neuromusculaire de grenouille, se rapportaient à l'excitation de fermeture, la durée totale de l'onde utilisée, avec ou sans interruption, est toujours égale à 0,0023 seconde.

L. LAPICQUE — 1903 — (18), sur le même objet, admet une légère économie sur la quantité d'électricité liminaire, dans certains cas, quand on produit une lacune dans une onde continue.

L. Lapique, afin de vérifier des conceptions théoriques, a repris récemment — mai 1927 — (30) (41) cette question sur des tissus lents. Il a pu ainsi établir une théorie nouvelle de l'excitation. Nous exposerons, en conclusion des faits que nous devons d'abord passer en

revue, comment nos résultats expérimentaux nous paraissent se rattacher directement à cette théorie.

WOODWORTH — 1900 — (55), retrouve sur l'estomac de la grenouille, muscle lisse, ce fait général que la fermeture et l'ouverture brusques d'un courant constant sont susceptibles de provoquer une secousse, si l'intensité de l'excitation est convenablement choisie. Mais, si la fermeture du courant est immédiatement suivie d'une rupture (onde rectangulaire), ou si, le courant ayant été interrompu, on le rétablit à nouveau (interruption rectangulaire), il doit y avoir pour obtenir une réponse un « intervalle perceptible » entre la fermeture et l'ouverture du courant (passage de courant), ou entre la rupture et la nouvelle fermeture (interruption de courant).

L'objet en expérience était un organe lent (estomac de la grenouille).

Une ouverture suivie immédiatement d'une fermeture est inefficace; il faut que le courant ait été interrompu un certain temps pour qu'on obtienne une réponse, et celle-ci sera d'autant plus forte que le temps d'interruption sera plus grand :

« Si dans un cas nous constatons un effet excitant « dû au passage du courant, nous sommes logiquement « conduits à voir dans l'autre un effet excitant par « l'absence du courant ». (Woodworth.)

L'auteur constatant souvent à la fermeture un relâchement et non une contraction musculaire, émet l'hypothèse que « les processus » (sans plus préciser), se développant dans le muscle à la fermeture et à l'ouverture du courant, sont probablement de « caractères antagonistes ».

Les recherches de STEWART — 1901 — (50) portent sur le muscle de la vessie du chat, les passages de courant employés s'échelonnent entre $1/5^{\circ}$ de seconde et 10 secondes.

conques, les interruptions entre $1/5^{\circ}$ de seconde et 25 se-

L'auteur remarque que les passages de courant de

5 secondes et les interruptions de même durée correspondent aux secousses les plus élevées. En effet, il y a sommation des excitations de fermeture et d'ouverture qui, dans les intervalles les plus prolongés, donnent lieu à deux réponses facilement discernables sur un graphique.

A partir du moment où l'interruption a atteint une durée suffisante pour que la contraction musculaire due à l'ouverture du courant soit nettement distincte de celle obtenue à la fermeture, l'auteur observe que plus « la pause » dans le courant est longue, plus l'effet excitant est grand, c'est-à-dire plus la contraction est forte.

GILDEMEISTER & OTTO WEISS (14) — 1901 — sur la classique préparation neuromusculaire, reprennent la question des interruptions de courant avec plus de détails.

Leurs recherches, portant sur l'excitation de fermeture qui se produit au rétablissement du courant, ont été faites en courant ascendant et descendant. Bien que ces expériences présentent en elles-mêmes un réel intérêt, les déterminations faites en courant ascendant sont néanmoins toujours empreintes d'une certaine imprécision lorsqu'on veut serrer de près le phénomène au point de vue quantitatif. En effet, dans le cas du courant ascendant l'excitation de fermeture née à la cathode doit, en se propageant traverser la région anélectrotonisée qui est, comme on sait, le siège d'une perturbation de la conduction plus ou moins importante. Bien que nos recherches personnelles, concernant l'excitation de fermeture, aient toujours été intentionnellement faites seulement en courant descendant, nous allons exposer les résultats obtenus par ces auteurs dans les deux sens du courant :

1° La relation entre les voltages liminaires et les Temps de rupture du courant est :

en courant ascendant, approximativement celle obtenue pour les passages de courant ;

la courbe représentative comporte, au contraire, un minimum en courant descendant.

Dans nos recherches, nous n'avons à aucun moment trouvé de minimum dans la loi des intensités ; il est vrai que nous avons systématiquement écarté les préparations répondant à l'ouverture du courant lorsque nous étudions la fermeture, et que les auteurs ne semblent pas toujours s'être mis à l'abri de cette cause d'erreur.

2° La courbe correspondant aux quantités d'électricité en fonction du temps d'interruption passe par un minimum, tant en courant ascendant qu'en courant descendant.

Les auteurs considèrent la pause dans un courant constant comme un courant négatif se superposant au premier, ce qui leur permet d'employer les termes quantité et énergie, bien que le temps considéré se rapporte à une interruption et non à un passage de courant.

3° L'énergie croît avec les voltages (courant ascendant) et passe pour un minimum pour les voltages faibles (courant descendant).

La courbe des quantités, si l'on ne considère que la partie se rapportant aux courants faibles, est une droite qui présente avec une remarquable constance la concavité vers les abscisses positives, signalée par L. Lapicque pour les lois par passages de courant.

Une interruption doit, pour être efficace, durer 3 à 4 fois plus longtemps qu'un passage de courant de même intensité.

KEITH LUCAS (46) reprend l'hypothèse des actions antagonistes dues à l'ouverture et à la fermeture du courant électrique dans les tissus vivants et la développe assez longuement dans un mémoire de 1907.

Pour cet auteur, les actions dues à l'ouverture et à la fermeture du courant sont antagonistes dans chaque cas. A la cathode, par exemple, la fermeture du courant produirait une excitation, l'ouverture une inhibition ; si une nouvelle fermeture survient, après un intervalle de temps assez court pour que l'effet inhibiteur de l'ouverture n'ait pu complètement disparaître, l'excitation due à cette deuxième fermeture devra lutter contre des con-

ditions d'inhibition existant dans le tissu ; elle sera, par conséquent, moins efficace qu'une fermeture non précédée d'interruption ; cette efficacité sera d'autant moindre que l'intervalle laissé sans courant sera plus bref.

Il faut ajouter ici que Keith Lucas, dans ses publications ultérieures, abandonne cette conception de l'antagonisme.

Cet auteur a fait quelques déterminations quantitatives sur l'influence du temps d'interruption dans le passage du courant pour la production d'une excitation de fermeture. Ses résultats sont les suivants :

1° A mesure que le temps d'interruption décroît, le voltage liminaire monte lentement d'abord, puis de plus en plus rapidement ;

2° Si l'on calcule tv , c'est-à-dire si l'on exprime la quantité d'électricité dont la suppression s'est montrée efficace pour l'excitation, on voit que la quantité décroît avec le temps suivant une ligne droite ;

3° Enfin, si l'on fait le calcul pour l'énergie, on constate que la courbe des énergies passe par un minimum.

Les relations obtenues par Keith Lucas concernant le temps de suspension de courant nécessaire pour obtenir une excitation de fermeture, sont donc en tous points qualitativement comparables à celles déjà connues pour l'obtention d'une excitation de fermeture par passage de courant.

K. UMRATH (52), développant les formules de Hill (16) pour établir une théorie mathématique générale qui envisage toutes les formes d'excitation électrique, étudie l'influence de la durée d'interruption sur la production de l'excitation de fermeture ; ses résultats sont sensiblement les mêmes que ceux de Gildemeister & Otto Weiss, et Keith Lucas : les voltages liminaires croissent lentement au début, puis de plus en plus vite à mesure que les temps d'interruption diminuent.

Mais dans un des cas cités, la courbe des intensités

passe par un minimum. L'auteur affirme que dans ses expériences il n'y a jamais d'excitation à l'ouverture du courant parce qu'elle nécessiterait un voltage supérieur à celui employé.

A propos de l'excitation d'ouverture, Umrath cite une expérience dans laquelle le temps de suspension est sans influence sur la secousse d'ouverture au-dessus de 6σ . Nos résultats expérimentaux sont sur ce point différents : l'influence du temps d'interruption, dans nos expériences se fait sentir à des valeurs beaucoup plus élevées (30 fois et plus).

Malheureusement l'auteur ne donne aucun renseignement sur la technique employée ; en particulier, il ne précise pas quelles précautions ont été prises pour éviter la secousse d'ouverture lorsqu'il expérimentait sur la fermeture et inversement. Dans l'expérience (sur l'ouverture ci-dessus citée, le temps de passage précédant l'interruption n'est pas indiqué.

Il eût été intéressant de déterminer les causes de divergences entre les résultats d'Umrath et les nôtres, mais trop de données nous manquent pour faire un examen critique serré de ce travail.

RECHERCHES

PERSONNELLES

Nous avons repris la question avec l'intention de préciser les données acquises, d'étudier les lois de l'excitation électrique par des suspensions temporaires de courant et de les généraliser si possible, en nous adressant à des tissus de rapidités fonctionnelles diverses, c'est-à-dire de chronaxies différentes.

DISPOSITIF EXPERIMENTAL :

ELECTRODES.

Les électrodes employées, au cours de ces recherches, étaient différentes suivant que nous voulions expérimenter sur le nerf sciatique in-situ ou sur la préparation sciatique gastro-cnémien isolée.

Dans le premier cas, il s'imposait d'utiliser l'excitateur en ébonite de L. Lapicque (26). Cet excitateur, destiné au sciatique de grenouille, est constitué par un petit chevalet d'ébonite comportant une branche verticale

et une branche horizontale. Cette dernière, amincie pour être facilement glissée sous le nerf qu'elle supporte sans y provoquer de lésions par tiraillement, est creusée de deux fines gouttières qui remontent le long de la branche verticale, et dans lesquelles sont placés deux fils d'argent ; deux bornes, situées à la partie supérieure de l'appareil et auxquelles aboutissent ces fils, permettent la connection avec le circuit général. A la partie inférieure sont annexées deux petites pointes dont le but est de maintenir l'excitateur en place en le fixant sur la planchette de liège qui supporte l'animal. Avant chaque expérience, les fils d'argent préalablement chlorurés, sont recouverts d'une bouillie claire faite de kaolin et d'eau physiologique. Le nerf croise les gouttières à angle droit et est en rapport avec le fil métallique par l'intermédiaire de cette pâte bonne conductrice, qui assure un contact humide et très doux. Un petit couvercle recouvre l'ensemble et évite la dessiccation.

Pour la préparation neuro-musculaire, nous nous sommes servis d'une chambre à excitation en paraffine, le nerf reposant sur deux électrodes impolarisables : ici modèle en verre rouge de L. Lapicque (19). Cette électrode se compose d'un tube de verre rouge muni d'une tubulure latérale dans laquelle pénètre un fil d'argent enroulé en spirale à son extrémité ; il est maintenu dans ce tube par un bouchon qu'il traverse ou par une soudure quelconque (soudure au verre ou mastic Golaz). Le tube principal, effilé à son extrémité inférieure, renferme un piston de verre que retient à sa partie supérieure un morceau de caoutchouc à vide, dans lequel il glisse. Le fil d'argent est chloruré par électrolyse. L'ensemble de l'électrode étant de teinte rouge, il ne peut y avoir réduction de chlorure sous l'influence de la lumière. Par la manœuvre du piston en verre, on remplit entièrement l'électrode d'eau physiologique en ayant soin d'éviter la formation de bulles d'air qui tendent à s'accumuler à son extrémité effilée. Le plus souvent on introduit dans cette extrémité libre un petit pinceau de coton hydrophile ou un fragment de terre de pipe taillé

en biseau, imbibés de la même solution.

Quel que soit le modèle employé, la chloruration est faite par électrolyse sous une très faible intensité pendant 24 heures ; les électrodes sont alors laissées en court-circuit dans la même solution pendant le même temps afin de les équilibrer aussi parfaitement que possible.

CIRCUIT D'EXCITATION :

INTERRUPTIONS

Le dispositif permettant d'obtenir des interruptions rectangulaire de courant, est celui décrit par Keith Lucas (46) et dont le schéma (fig. 4, page 25) permet de se rendre compte :

en S source d'électricité, ici batterie d'accumulateurs.

A B réducteur de potentiel (de L. Lapicque) ;

R, R₁ deux résistances égales entre elles et à la résistance connue du réducteur de potentiel A B ;

M, N deux contacts sans résistance employés en courts-circuits et mis en jeu par un rhéotome ; (tracés en pointillés sur le schéma) ;

D une résistance réglable ;

C un interrupteur à main ;

E, E' les électrodes impolarisables, posées sur le tissu en expérience.

r une résistance de l'ordre de 10^4 ohms en série avec la préparation, et dont la valeur varie suivant l'objet à étudier ;

Considérons le circuit fig. 4 : si C, interrupteur à main, est maintenu fermé, ainsi que les courts-circuits M et N, le courant de la source passe dans le court-cir-

cuit M, le réducteur AB qui lui fait suite, puis la résistance D. Passant dans AB, il traverse la préparation en expérience.

Ouvrons le court-circuit M, le courant traverse la résistance R, le court-circuit N, la résistance D ; il ne passe plus dans le réducteur, dont il est interrompu dans la préparation.

Lorsque N sera ouvert à son tour, le courant passera de nouveau dans le tissu en expérience puisqu'il traversera successivement les résistances R, R₁, le réducteur AB, la résistance D.

Le courant a donc été interrompu pendant le temps qui s'est écoulé entre la suppression successive des deux courts circuits ; temps que nos appareils permettent de mesurer avec précision.

Si V est la force électromotrice du courant passant dans le réducteur de potentiel avant l'ouverture de M, c'est-à-dire avant l'interruption, il faut qu'après rupture, quand le courant est rétabli, il le soit sous le même voltage, de manière à donner une interruption rectangulaire (fig. 2, page 2) ; on y parvient en réglant convenablement la résistance D.

Un calcul simple permet d'établir quelle est la valeur ρ à donner à cette résistance.

Soit V la force électromotrice de la source.

R_{AB} est la résistance du réducteur de potentiel AB.

Nous avons construit les résistances R et R₁ égales entre elles et égales à R_{AB}.

M et N sont des contacts sans résistance appréciable, par conséquent lorsque C est maintenu fermé ainsi que M et N, la résistance effective entre les points A et B est $\frac{R}{3}$ car pratiquement, tout se passe comme si I, F, B, étaient confondus en un seul point, de même pour G, H, A.

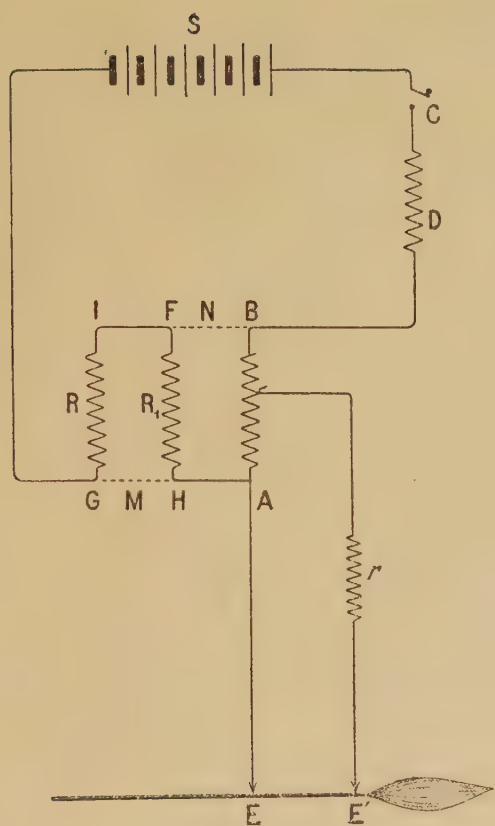


Fig. 4.

La différence de potentiel v entre les deux bornes d'entrée du réducteur (lorsque M. et N sont fermés), est donc de :

$$v = V \frac{\frac{R}{3}}{\frac{R}{3} + \rho}$$

Lorsque M et N. sont ouverts, cette différence v' est :

$$v' = V \frac{R}{3R + \rho}$$

Pour avoir une interruption rectangulaire, il faut que $v = v'$, c'est à dire :

$$V \frac{\frac{R}{3}}{\frac{R}{3} + \rho} = V \frac{R}{3R + \rho}$$

$$\text{d'où } \rho = R$$

Par conséquent lorsque le courant est rétabli, il faut pour qu'il atteigne le même voltage qu'à la première fermeture, que la résistance D soit égale à celle du réducteur AB.

R, R_1, R_D, R_{AB} sont quatre résistances égales.

Dans notre montage, les valeurs respectives de ces quatre résistances sont :

R_{AB}	52,4 ohms
R	52,5 —
R_1	52,4 —
R_D	52,5 —

soit, pratiquement, 4 résistances égales.

R , R_1 , R_D , construites par nous égales à R_{AB} , nous avons vérifié si notre instrumentation nous permettait bien d'obtenir le même voltage avant et après interruption. Pour cela, dans le montage fig. 4, nous avons remplacé la préparation par un galvanomètre sensible dont nous mesurons la déviation.

Les courts-circuits étaient manœuvrés à la main, car il fallait une interruption très longue pour permettre le retour au zéro de l'appareil, entre les deux passages de courant.

Voici, par exemple, deux mesures :

Avec 10 volts dans le circuit :

	déviatiou	163 mm.
	interruption	retour au zéro.
le courant est rétabli.	déviatiou	163,5 mm.

Avec 5 volts la déviation est de :

112,5 mm. avant l'interruption
et 112,5 mm. après.

Ces deux mesures ne sont pas comparables entre elles il faut seulement comparer les déviations avant et après l'interruption.

Le montage précédent, destiné à produire des interruptions rectangulaires de courant, peut-être employé avec n'importe quel rhéotome, à condition qu'il fonctionne par deux ouvertures de contact ; c'est pourquoi nous avons pu utiliser aussi bien le rhéotome de Weiss, dont le principe est justement de faire couper deux fils par un projectile de vitesse connue, que le pendule de Keith Lucas (46).

Le rhéotome de Weiss sera décrit sommairement plus loin.

Le pendule de Keith Lucas est essentiellement constitué par deux contacts ouverts par le mouvement d'un pendule que l'on déclenche à la main, le premier contact est fixe, le deuxième solidaire d'un cercle gradué est mobile autour de l'axe du pendule.

Les résistances des deux contacts sont :

1^{er} contact (fixe) 0,3 ohms ;

2^e contact (mobile) 0,1 —

L'appareil est étalonné au balistique et l'on peut connaître à quel temps correspond le nombre de degrés séparant les deux contacts.

Il faut remarquer que dans le montage schématisé (fig. 4), il y a entre les deux électrodes un circuit instrumental qui reste toujours fermé, même pendant l'interruption dans le circuit général. Ceci pourrait faire craindre, au moment de la suspension du courant, la possibilité d'une décharge de polarisation dans le tissu en expérience, phénomène électrique qui interviendrait dans les conditions d'excitation étudiées. C'est pourquoi nous avons toujours choisi pour r des valeurs très élevées et vraisemblablement assez élevées, puisque en décuplant et plus cette résistance les résultats obtenus ne sont pas sensiblement changés.

Pour obtenir une interruption rectangulaire de courant (M et N étant fermés), on ferme le circuit à la main avec le clef C, puis à l'aide du rhéotome on supprime successivement les courts-circuits M et N, enfin on ouvre le circuit général avec la clef C.

Comme nous l'avons déjà dit, il était nécessaire, dans la plupart de nos expériences, de connaître la chronaxie de la préparation. En effet, lorsque nous cherchions à déterminer une nouvelle constante de temps, il était intéressant de pouvoir comparer sa valeur à celle de la chronaxie. A cet effet, nous avons annexé au circuit décrit plus haut un deuxième circuit de détermination de chronaxie, une série de commutateurs permettait de passer de l'un à l'autre sans avoir à toucher au tissu en expérience.

DÉTERMINATION DE LA CHRONAXIE

La Chronaxie était obtenue soit par ondes rectangulaires, soit par décharges de condensateurs. Il nous paraît utile de rappeler rapidement le montage correspondant à ces deux méthodes.

MÉTHODE DES CONDENSATEURS

Une série de condensateurs dont les capacités s'échelonnent entre 2 microfarads et $1/1.000^{\circ}$ de microfarad, peuvent être chargés sous un voltage variable, réglé par un réducteur de potentiel, puis déchargés ensuite à travers une série de résistances ohmiques et l'objet en expérience.

La capacité, qui, chargée à un voltage double du voltage rhéobasique et déchargée à travers le tissu donne le seuil de l'excitation, est la capacité chronaxique C_r .

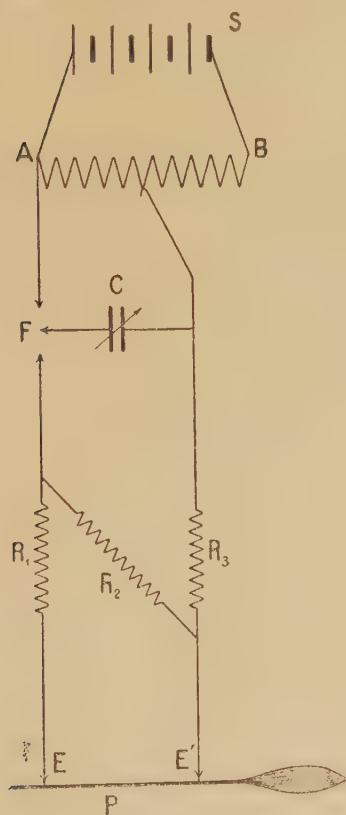
On a vu que L. Lapicque (36) avait établi une formule simple qui permet de calculer la Chronaxie en valeur absolue à partir de la constante de temps RC_r de la décharge de la capacité chronaxique :

$$\begin{array}{ccccc} \text{Chronaxie} & = & 0,37 & R & \times & C \\ \text{(secondes)} & & & \text{(ohms)} & & \text{(farads)} \end{array}$$

Avec le dispositif expérimental de L. Lapicque (27) (schématisé fig. 5) la résistance totale du circuit de décharge peut être pratiquement considérée comme constante. Ce dispositif consiste essentiellement à faire passer la décharge du condensateur par un circuit entièrement instrumental, constitué de résistances sans self faisant, par exemple, 10.000 ohms. Le tissu en expérience, qui possède par lui-même une grande résistance (s'il s'agit du nerf quelques dizaines de milliers d'ohms) et avec lequel

on peut au besoin placer en série une résistance instrumentale assez grande, ne reçoit le courant que par dérivation sur une partie de la première résistance, par exemple sur 3.000 ohms du total des 10.000 indiqué antérieurement.

Dans ces conditions, la résistance de l'ensemble du circuit de décharge se compose de 7.000 ohms invariables et d'une résistance de 3.000 légèrement diminuée par la conduction du tissu physiologique qu'elle shunte. Cette diminution est négligeable à l'approximation des expériences, de sorte que l'on peut pratiquement calculer la constante de la décharge en supposant toujours une résistance de 10.000 ohms.



- S Source. Batterie d'accumulateurs ;
 AB Réducteur de potentiel ;
 F Clef à double contact ;
 C Condensateur à capacité variable ;
 R_1 Résistance de l'ordre de 10^4 ohms, en série avec la préparation ;
 R_2 Résistance de 3.000 ohms environ ;
 R_3 Résistance qui, dans nos expériences, variait de 1.000 à 7.000 ohms ;
 La valeur *exacte* de R_2 et R_3 était connue dans chaque expérience.
 E et E' Electrodes impolarisables ;
 P Préparation.

Fig. 5.

La préparation est donc shuntée par la résistance R_2 .

La manœuvre de la clef F permet de charger les condensateurs, puis de les décharger dans le shunt et la préparation.

Si l'on applique la formule citée plus haut :

$$\text{Chronaxie} = 0,37 \text{ R. C}$$

(secondes)

R est ici $R_2 + R_3$ (*).

MÉTHODE DES ONDES RECTANGULAIRES

Le rhéotome utilisé est celui de G. Weiss (schéma fig. 6).

Cet appareil permet de manier des durées extrêmement courtes. Le montage est le suivant :

A B réducteur de potentiel	{	comme dans
S source d'électricité	}	tout circuit d'excitation

un fil sans résistance appréciable M est mis en court-circuit sur la préparation et les résistances situées en aval, de telle sorte que tant que ce fil est maintenu en place aucun courant ne passe pratiquement dans la préparation.

R_1 R_2 sont ici des résistances instrumentales de l'ordre de 10^3 ohms. E E' sont les électrodes.

N est un deuxième fil sans résistance pratique, monté en série avec le tissu en expérience.

Les fils M et N sont tendus sur deux supports.

(*) Le principe du shunt de Lapicque donne une précision d'autant plus grande que R_3 est plus élevé par rapport à R_2 , nous avons dans quelques expériences pris R_3 un peu faible, ce qui introduit dans le calcul de la constante de temps de la décharge, et par conséquent la chronaxie calculée sur cette constante de temps, une erreur en moins. Cette erreur est trop faible pour infirmer les conclusions que nous avons tirées de nos mesures ; d'ailleurs, l'examen du tableau I. (page 44) montre que les valeurs de θ ainsi calculées sont celles obtenues normalement sur le tissu.

M est sur un support fixe.

N. peut être déplacé le long d'une règle graduée qui permet de mesurer à chaque instant la distance séparant les deux fils.

Un pistolet est disposé de façon à ce que son projectile puisse couper les deux fils dans l'ordre suivant : d'abord M, puis N.

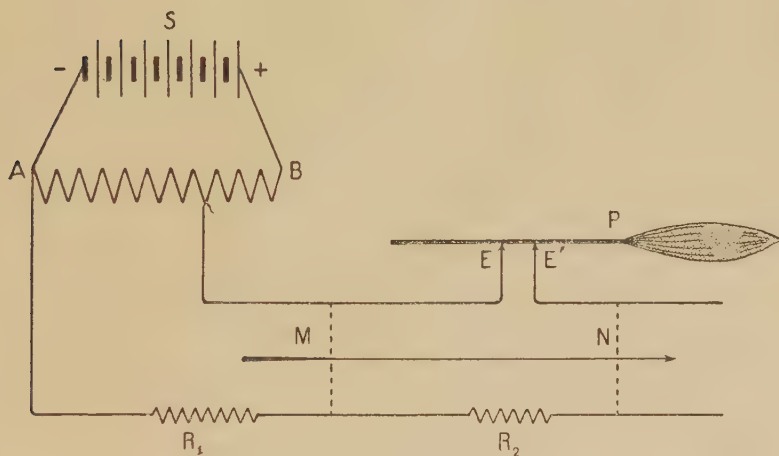


Fig. 6.

A partir du moment où le fil M est coupé, le courant de la source passe dans la préparation et il y passe jusqu'à la rupture du fil N qui ouvre le circuit général.

La vitesse de la balle étant connue, on en déduit le temps de passage du courant dans la préparation ; ce temps est celui que met la balle à parcourir la distance séparant le fil M du fil N. Cette distance étant essentiellement réglable, le temps de passage pourra être varié à volonté.

La vitesse des projectiles (déterminée au galvanomètre balistique) était de 240 à 250 mètres par seconde à la sortie du canon.

MARCHE D'UNE EXPÉRIENCE

Dans les premiers instants qui suivent la dissection d'un tissu vivant il y a toujours des fluctuations d'excitabilité qui se traduisent par des variations concomittentes de la rhéobase et de la chronaxie. Il ne faut commencer une expérience que lorsque la stabilité est réalisée, c'est-à-dire lorsque dans une série de déterminations séparées par quelques minutes d'intervalle, la chronaxie garde la même valeur. On doit également vérifier, l'expérience terminée, que la chronaxie n'a pas changé. Les résultats n'en sont valables que s'ils ont été obtenus dans de bonnes conditions de stabilité. Lorsque la préparation est stable on note la valeur de la chronaxie, puis à l'aide des commutateurs on met alors les électrodes en rapport avec le circuit d'interruption.

Pour avoir une interruption de courant il faut d'abord fermer C à la main (fig. 4, page 25), mettre en marche le rhéotome qui ouvre successivement les courts-circuits M et N; puis ouvrir C.

L'onde ainsi obtenu peut être représentée par le schéma (fig. 2), et comporte :

une Fermeture	F_1	(fermeture de la clef C)
une Ouverture	O_1	(rupture du 1 ^{er} court-circuit M)
une Fermeture	F_2	(rupture du 2 ^e court-circuit N)
une Ouverture	O_2	(ouverture de la clef C)

définitive

Dans toutes les expériences ne comportant pas l'étude spéciale du temps de passage de courant précédant l'interruption, il fallait que ce temps fut suffisamment long pour ne pas influencer les excitations obtenues par interruption de courant. Aussi les passages préalables de courant ont-ils toujours été obtenus par la manœuvre d'un clef à main. Ces temps sont de plusieurs dixièmes de secondes pour les préparations neuro-musculaires de Rana et de Bufo, et de plusieurs secondes pour les tissus lents (sole pédieuse, ventricule d'Hélix).

Excitation de Fermeture (8)

Pour les raisons que nous avons déjà indiquées plus haut, toutes les recherches sur les préparations neuro-muculaires de grenouille ou de crapaud ont été faites en *courant descendant*, afin que l'excitation née à la cathode se propage directement au muscle sans parcourir la région anodique, qui est toujours le siège d'une perturbation plus ou moins intense de l'excitabilité et de la conductibilité pendant le passage du courant et dans les premiers instants qui suivent sa rupture.

Dans ces expériences, il y a toujours une première secousse correspondant à la première fermeture du courant; celle-ci est inévitable. En effet, le voltage employé dans tous les cas est au moins égal au voltage rhéobasique, de plus, le temps de passage précédant l'interruption t_1 doit toujours être supérieur au temps utile de fermeture du tissu considéré. L'observation ne devra porter que sur la deuxième excitation de fermeture, celle correspondant à F_2 , que l'on étudie. D'autre part, le temps s'écoulant entre la fermeture F_2 , et l'ouverture O_2 , temps t_3 (réglé par le maniement de la clef C), doit être aussi toujours au moins égal à ce même temps utile.

Dans ces conditions, si la secousse due à F_2 n'apparaît pas, cela dépendra uniquement de la valeur donnée au temps d'interruption du courant t_2 et ne saurait en aucune façon être attribué à une insuffisance du temps de passage t_3 (fig. 7).

Comme il arrive parfois que même en courant descendant la secousse d'ouverture, inexistante pour les faibles intensités, apparaît avec des intensités plus fortes, il importait par une série d'essais de s'assurer avant et pendant l'expérience, qu'il n'existait d'excitation d'ouverture à aucun niveau d'intensité.

Les préparations répondant à l'ouverture du courant ont naturellement été toujours écartées de nos expériences.

Pour étudier les conditions d'apparition d'une excitation de fermeture correspondant au rétablissement d'un courant après une interruption, il faut établir la relation entre :

les voltages liminaires
et les temps d'interruption.

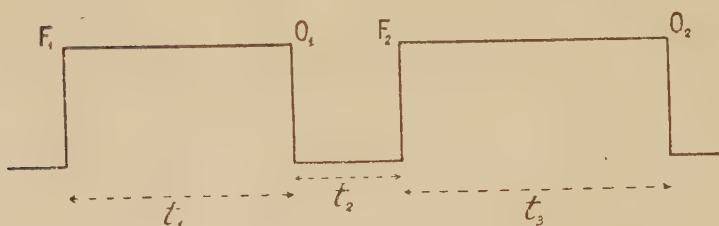


Fig. 7.

Cette étude nécessite des expériences de longue durée, c'est pourquoi nous avons dû abandonner le sciatique gastrocnémien de grenouille comme étant de stabilité insuffisamment prolongée et choisir pour objet d'étude la préparation sciatiquegastrocnémien du crapaud ; cet animal présente en effet une stabilité remarquable.

Voici une série d'expériences :

Le nerf sciatique séparé doucement des tissus sous-jacents à l'aide d'une pointe en os, est laissé en place. On le pose sur l'excitateur en ébonite de Lapicque.

Le rhéotome employé est celui de Weiss, le montage, celui de la fig. 4 (page 25), les deux fils successivement coupés par la balle sont ici représentés par M et N.

En série avec la préparation 39.10^3 ohms.

Dans ce montage, en fermant C à la main, les contacts M et N étant maintenus fermés, le courant

comme on l'a vu plus haut, passe dans le réducteur et la préparation.

Le seuil d'excitation ainsi obtenu est celui correspondant à un passage de courant constant à début brusque, c'est-à-dire à la *rhéobase* de Lapicque.

Si l'on étudie une excitation de fermeture succédant à une interruption, on voit immédiatement que pour un temps d'interruption prolongé (infini), il existe également un seuil d'intensité au-dessous duquel il n'y a jamais de réponse. Ce seuil fondamental pour une excitation de fermeture se produisant avec un temps de passage infiniment prolongé après une interruption infinie est évidemment la *rhéobase* elle-même. En effet, quand on ferme un courant constant tout se passe comme s'il succédait à une interruption ayant été infiniment prolongée.

Expérience du 19 Mai 1924.

Bufo vulgaris.

Sciatique gastrocnémien droit.

Electrodes impolarisables (Ag, Ag Cl, Na Cl) : excitateur en ébonite de L. Lapicque.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^{-3}	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	1,32	7,28
2,76	2,64	
∞	1,40	
1,20	3,28	3,93
0,60	4,48	2,69
∞	1,44	2,37
0,32	7,40	

Expérience du 20 Mai 1924.

Bufo vulgaris; sciatique gastrocnémien gauche.

Même dispositif expérimental.

Température 23° centigrades.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^{-3}	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	1,32	
1,28	2,64	3,38
∞	1,28	
0,60	3,56	2,13
∞	1,24	
0,32	5,52	1,76
∞	1,16	
0,20	7,84	1,57

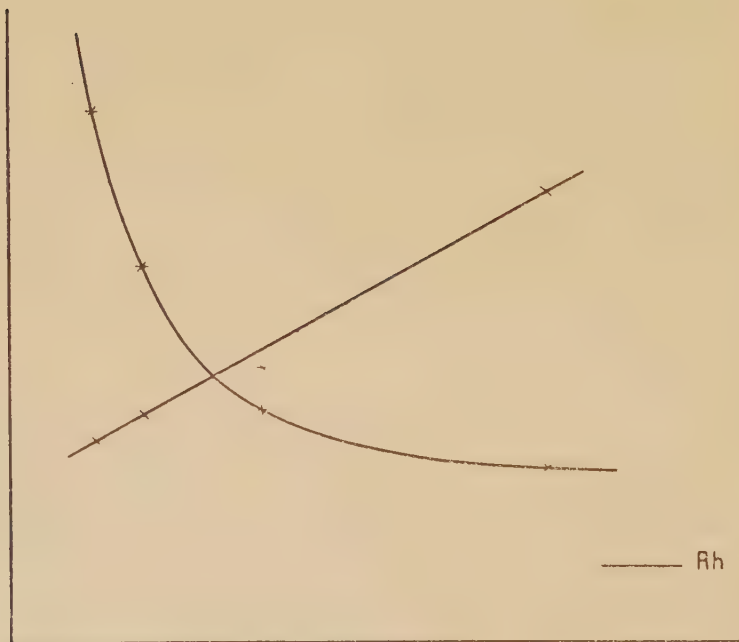


Fig. 8.

Expérience du 21 Mai 1924.

Bufo vulgaris.

Mêmes conditions expérimentales.

Température 24° centigrades.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^{-3}	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	1,04	
1,44	2,08	2,99
∞	1,04	
0,64	3,28	2,10
∞	1,16	
0,32	5,68	1,82
∞	1,20	
0,20	8,64	1,73

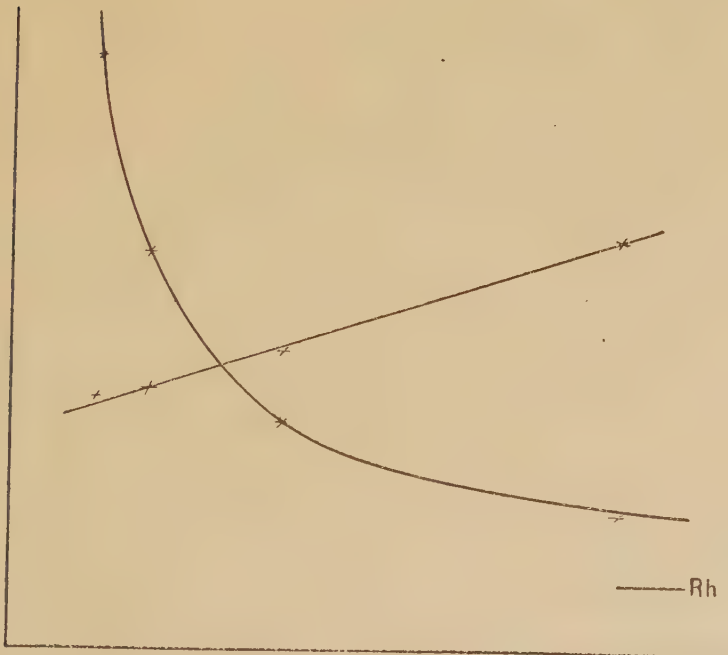


Fig. 9.

Expérience du 23 Mai 1924.

Bufo vulgaris. Préparation neuro-musculaire.

La cathode est un petit cylindre de terre de pipe, imbibée d'eau physiologique et taillée de manière à ce que le nerf repose sur un biseau aigu, c'est l'électrode différenciée. L'anode est une petite masse de coton imprégnée de solution physiologique et forme électrode diffuse.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^{-3}	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	0,21	0,69
1,64	0,42	
∞	0,20 - 0,21	0,50
0,80	0,63	
∞	0,20	0,45
0,40	1,13	
∞	0,21	

Expérience du 27 Mai 1924.

Bufo vulgaris.

Même dispositif expérimental.

Température 24° centigrades.

Electrodes de verre rouge surmontées de pinceaux de coton imbibés d'eau physiologique. Cathode différenciée.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^{-3}	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	0,32	1,232
2,80	0,44	
∞	0,30	0,816
1,36	0,60	
∞	0,30	0,672
0,80	0,84	
∞	0,30 - 0,32	0,456
0,40	1,14	
∞	0,30	0,332
0,20	1,66	
∞	0,34	

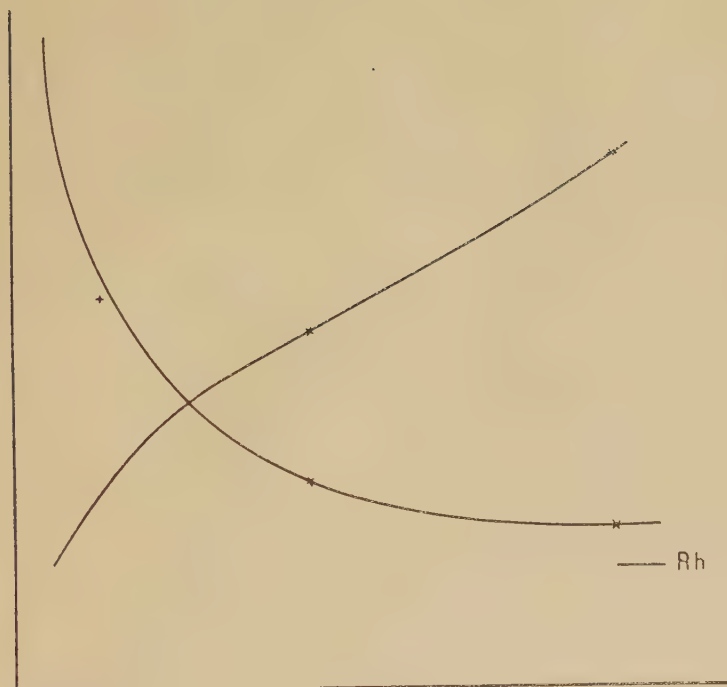


Fig. 10.

Ces chiffres et les graphiques qui les représentent montrent nettement la variation de l'intensité liminaire en fonction de la durée d'interruption. A mesure que la durée d'interruption diminue, il faut pour obtenir l'excitation, augmenter l'intensité du courant interrompu. La loi est approximativement hyperbolique.

En conséquence la relation qui régit, en fonction de la durée, la variation des quantités d'électricité dont la suppression se montre liminaire, est sensiblement linéaire.

Les points obtenus expérimentalement pour les voltages liminaires sont assez voisins de ceux d'une hyperbole équilatère dans la région moyenne; dans cette région en effet, les écarts entre la courbe expérimentale et l'hyperbole ne semblent pas d'un ordre supérieur à l'incertitude que comportent forcément de telles expériences.

Toutefois si l'on considère les chiffres obtenus dans l'expérience du 27 mai 1924 (page 39), il semble que l'on trouve peut-être pour les interruptions très courtes, l'inflexion de la droite des quantités vers les abscisses positives, c'est-à-dire l'écart de la loi hyperbolique déjà signalé à propos des lois concernant les passages de courant.

Qualitativement, ces relations sont donc très semblables à celles qui lient les durées de passage d'un courant à son intensité, pour la production de l'excitation de fermeture, dans le cas de passages de courant rectangulaires. Mais il faut remarquer que, quantitativement, les lois sont différentes en ce sens que les valeurs absolues des temps à considérer varient d'un cas à l'autre : ces temps sont toujours plus grands dans le cas des interruptions de courant.

Ces relations étant établies, il fallait déterminer une constante de temps empirique permettant de les caractériser, comme la chronaxie τ caractérise la loi de production d'excitation de fermeture par passage de courant, nous la désignerons par θ .

On sait que la chronaxie de Lapicque est le temps de passage nécessaire pour obtenir le seuil d'excitation de fermeture avec une intensité double de l'intensité rhéobasique. La constante de temps empirique θ à étudier sera le temps d'interruption nécessaire pour obtenir une réponse au rétablissement du courant avec une intensité double de la rhéobase.

Comme on devait s'y attendre, cette nouvelle constante de temps a une valeur plus grande que la chronaxie.

Les expériences sont conduites de la manière suivantes :

1° On s'assure de la stabilité de la préparation par une série de mesures successives de voltages rhéobasiques et de chronaxies.

2° Lorsque la stabilité est réalisée on met par le jeu des commutateurs la préparation en rapport avec

le circuit d'interruption, on cherche le voltage rhéobasique sur ce nouveau circuit ;

3° Avec un voltage double de celui-ci, on détermine le temps d'interruption liminaire pour avoir une réponse au rétablissement du courant ; la valeur de temps trouvée est la constante θ .

Comme dans les expériences précédentes, l'observation porte toujours sur la deuxième secousse, la première contraction due à la première fermeture de courant ne peut être évitée, le temps de passage de courant précédant l'interruption étant toujours supérieur au temps utile.

Expérience du 21 Mars 1922.

Rana fusca ♂. Sciatique gastrocnémien droit.

Electrodes impolarisables (Ag, Ag Cl, Na Cl), modèle en verre rouge de L. Lapique.

Chronaxie $0,27 \sigma - 0,32 \sigma$ (*)

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,20 - 0,21 volt (*)	1,38 σ

Expérience du 22 Mars 1922.

Rana fusca ♂. Sciatique gastrocnémien gauche.

Mêmes électrodes.

Chronaxie $0,24 \sigma - 0,24 \sigma$ (*)

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,21 - 0,21 volt	1,84 σ

(*) Cette notation que nous adopterons toujours au cours de ce travail, indique les valeurs de la Rhéobase prise avant et après la détermination de la constante Θ et celle de la Chronaxie avant et après l'expérience.

Expérience du 25 Mars 1922.

Rana fusca ♂.

Mêmes électrodes.

Chronaxie 0,21 σ - 0,22 σ

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,28 - 0,30 volt	2,24 σ

Expérience du 4 Avril 1922.

Rana fusca ♂. Sciatique gastrocnémien droit.

Electrodes impolarisables en verre rouge de L. Lapicque.

Chronaxie 0,33 σ - 0,33 σ

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,20 - 0,21 volt	2,84 σ

Expérience du 2 Mai 1922.

Rana fusca ♀. Sciatique gastrocnémien droit.

Mêmes électrodes.

Chronaxie 0,29 σ - 0,27.

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,30 - 0,33 volt	2,48 σ

Expérience du 17 Juin 1922.

Rana esculenta ♀. Sciatique gastrocnémien droit.

Chronaxie 0,18 σ - 0,18 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,44 - 0,43 volt	2,52 σ

Expérience du 21 Juin 1922.

Rana fusca ♀. Sciatique gastrocnémien gauche.

Mêmes électrodes.

Chronaxie 0,18 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
1,08 - 1,20 volt	0,93 σ

Expérience du 21 Juin 1922.

Même grenouille que dans l'expérience précédente, après quelques instants de repos.

Chronaxie 0,10 σ

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,92 - 0,96 volt	1,08 σ

Expérience du 3 Juillet 1923.

Préparation neuro-musculaire.

Chambre à excitation en paraffine. Electrodes impolarisables (simple fil d'argent chloruré).

Température 19° centigrades.

Chronaxie 0,20 σ

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
2,01 - 2,01 volts	2,34 σ

Expérience du 31 Octobre 1923.

Préparation neuro-musculaire.

Même dispositif expérimental.

Température 13° centigrades.

Chronaxie 0,43 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
0,34 - 0,34 volt	2,82 σ

Le tableau I, ci-après, résume les expériences sur les préparations neuro-musculaires de grenouille, la première colonne à gauche indique les valeurs trouvées pour la chronaxie τ , la deuxième colonne les valeurs de θ , constante de temps pour la loi d'interruptions, la troisième colonne le rapport $\frac{\theta}{\tau}$

La chronaxie et la constante θ sont exprimées en secondes 10^{-3} .

On voit que θ est toujours plus grand que τ , com-

me on pouvait s'y attendre d'ailleurs, d'après les valeurs absolues des temps dans la loi d'interruption.

Dans cette série d'expériences les valeurs trouvées pour la chronaxie n'ont que des variations de peu d'importance et encore pour la plupart imputables à l'influence des saisons.

θ présente des variations plus amples et plus irrégulières. Il convient de remarquer que la constante θ , toujours déterminée dans des conditions de stabilité expérimentale imparfaite, est particulièrement délicate

TABLEAU I

EXPÉRIENCES	τ	θ	$\frac{\theta}{\tau}$
21 Mars 1922	0,30	1,38	4,60
22 Mars —	0,24	1,84	7,66
25 Mars —	0,22	2,24	10,18
4 Avril —	0,33	2,84	8,60
2 Mai —	0,28	2,48	8,89
17 Juin —	0,18	2,52	14,03
21 Juin —	0,18	0,93	5,16
21 Juin —	0,10	1,08	10,80
3 Juillet 1923	> 0,20	2,34	< 11,70
31 Octobre 1923	0,43	2,82	4,55
Moyenne	0,24	2,04	8,27

à obtenir. Les interruptions de courant se font sur des tissus qui, venant de subir pendant un temps notable, des passages de courant constant, sont en pleine perturbation ionique et c'est à cette perturbation, qui peut être plus ou moins intense suivant les sujets, que nous pensons pouvoir attribuer une partie des écarts constatés dans la valeur de la constante θ .

De plus devant les résultats obtenus, M. Lapicque nous a signalé l'objection possible que dans ces expé-

riences, la polarisation des des électrodes pouvait jouer d'une façon plus ou moins importante, influencer sur les valeurs absolues des temps d'interruption qui seraient en général trop élevés, et intervenir dans les écarts signalés sur les valeurs de θ .

Cette hypothèse était d'autant plus vraisemblable que dans les expériences précédentes, qui datent de 1922-1923, début de nos recherches en électrophysiologie, nous n'étions pas parfaitement à l'abri de cette cause d'erreur. En particulier la résistance en série avec la préparation était relativement faible, de l'ordre de 10^4 ohms.

Une première indication confirmative de l'hypothèse de M. Lapicque résulte de la comparaison des valeurs trouvées pour θ figurant dans le tableau I précédent avec celles obtenues dans les recherches ultérieures sur le temps utile d'interruption. On voit que les valeurs de θ dans ces nouvelles expériences (pages ~~92-93~~) 78-83 se groupent en général autour de chiffres plus faibles. A cette époque (1924-1925) en effet, nous nous sommes préoccupée de lutter efficacement contre la polarisation éventuelle des électrodes en plaçant en série avec la préparation une résistance de 300.000 ohms.

Sous la suggestion de L. Lapicque, nous avons entrepris une nouvelle série d'expériences de contrôle en nous mettant le plus possible à l'abri de la polarisation : les électrodes étaient, comme toujours, très soigneusement chlorurées. En outre, nous avons adjoint à notre circuit un inverseur de courant qui permettait de faire suivre immédiatement tout stimulus efficace ou non, d'un essai comportant les mêmes interventions électriques, mais en sens inverse de courant. Enfin, une résistance de 1.000.000 d'ohms était mise en série avec la préparation.

Les résultats expérimentaux sont réunis dans le tableau II, ci-après. Les constantes τ et θ sont exprimées en seconde 10^{-3} .

TABLEAU II

EXPÉRIENCES	τ	θ	$\frac{\theta}{\tau}$
1	0,22	1,05	4,77
2	0,22	1,25	5,68
3		0,97	
4	0,18	0,82	4,55
5	0,15	2,01	13,40
6	0,29	1,35	4,65
7	0,08	0,60	7,50 *

On voit en effet que dans ces nouvelles conditions expérimentales, les valeurs trouvées pour θ , tout en restant supérieures à la chronaxie, se groupent plus régulièrement autour des chiffres faibles du tableau I ; d'autre part, les écarts constatés sur θ et sur le rapport $\frac{\theta}{\tau}$ sont

beaucoup moins importants que dans le tableau que nous venons de citer (à part un chiffre aberrant expérience n° 5).

Ainsi il semble que, en perfectionnant la technique expérimentale au point de vue diminution de la polarisation, on fasse baisser la valeur absolue des temps qui interviennent dans la relation entre les durées d'interruption et l'intensité du courant interrompu ; en particulier, les valeurs de la constante θ viennent se grouper au voisinage du millième de seconde. Par conséquent, nous considérerons la série d'expériences groupées dans le tableau I comme une première approximation. Toutefois, ces premiers chiffres, après discussion, servent de vérification à ceux de la deuxième série.

(*) La valeur de τ dans l'expérience 7 apparaît comme exceptionnellement faible, les valeurs normales de chronaxie étant généralement 0,2 à 0,3. Cependant, il s'agit dans cette expérience d'un cas individuel à petite chronaxie et nous considérons ces résultats comme valables puisque d'autre part la constante θ est également peu élevé et que le rapport $\frac{\tau}{\theta}$ reste du même ordre de grandeur que dans les expériences précédentes.

Si nous tenons compte exclusivement de ces derniers, et sous réserve que pour eux l'erreur due à la polarisation est devenue réellement négligeable, le rapport $\frac{\theta}{\tau}$ apparaît voisin de 5.

Ces faits une fois acquis, il était naturel de rechercher comment les choses se passent lorsqu'on prend comme objet d'étude des tissus beaucoup plus lents. Nous avons alors expérimenté sur le ventricule de la grenouille et la sole pédieuse de l'escargot. Les déterminations qui suivent sont effectuées sur des tissus certes tout à fait différents du sciatique de grenouille, il était cependant légitime d'étendre nos recherches à ces nouveaux tissus étant donnée la similitude des relations chronologiques entre le nerf et le muscle établies par les différents travaux de L. Lapicque.

VENTRICULE DE GRENOUILLE.

Le cœur de grenouille est sectionné de manière à isoler les $\frac{2}{3}$ inférieurs du ventricule. On a ainsi une partie du muscle cardiaque qui ne bat plus spontanément et qui donne une contraction à chaque excitation

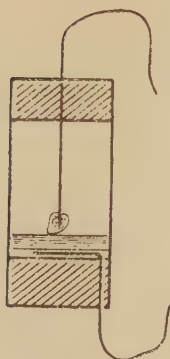


Fig. 11.

efficace. La préparation repose par sa section sur une petite masse de papier filtré imbibé d'eau physiologique à laquelle aboutit une des électrodes. Pour une préparation ne répondant qu'à la fermeture du courant cette électrode diffuse doit être l'anode; mais comme cette règle n'a rien de rigoureux, un essai préalable renseigne sur le sens du courant à employer dans chaque expérience. La deuxième électrode est constituée par un fil d'argent chloruré qui repose sur la pointe du cœur. L'ensemble est maintenu dans une chambre humide qui peut être tout simplement un court tube de verre fermé

à ses deux extrémités par deux bouchons de liège maintenant les fils d'argent électrodes (fig. 11) (45).

Expérience du 6 Juin 1922.

Rana esculenta.

Chronaxie 3,60 σ

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
1,52 - 1,52 volt	57,6 σ

Expérience du 8 Juin 1922..

Rana fusca.

Chronaxie 3,40 σ

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
1,42-1,42 volt	57,6 σ

Expérience du 26 Mai 1922.

Chronaxie 1,40 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante
2,75-2,75 volt	5,8 σ

TABLEAU III

EXPÉRIENCES	τ	θ	$\frac{\theta}{\tau}$
26 mai 1922	1,40	5,8	4,10
6 juin »	3,60	57,6	16,00
8 juin »	3,40	57,6	16,94

Cette trop courte série donne pour le rapport $\frac{\theta}{\tau}$ des chiffres divergents sur lesquels il serait impossible de calculer une moyenne. Nous pouvons cependant remarquer que les valeurs trouvées se rapprochent des valeurs extrêmes de notre première série, sur le sciatique-gastrocnémien. Ces expériences sont d'ailleurs contemporaines de celles-ci et passibles des mêmes critiques (déjà formulées page 41 et suivantes.

Ce serait donc la plus petite valeur, 4,10, trouvée pour $\frac{\theta}{\tau}$ qui serait seule valable, elle est d'ailleurs extrêmement voisine des valeurs que nous avons acceptées comme correctes pour le sciatique-gastrocnémien. Les deux autres sont 3 à 4 fois plus élevées, mais la chronaxie du cœur est 10 fois plus grande que celle du sciatique.

Nous sommes donc en droit de dire que, en dehors de la proportionnalité précise fondée sur un seul chiffre et par conséquent douteuse, *la constante θ s'accroît en même temps que la chronaxie τ .*

PIED DE L'ESCARGOT.

La sole pédieuse d'*Hélix pomatia* est préparée suivant la méthode décrite par L. et M. Lopicque (37) ; l'organe repose sur une masse de papier filtre imprégnée d'eau physiologique qui joue le rôle d'anode diffuse ; la cathode, un fil d'argent étant à la masse musculaire. Dans ces conditions, et dans les limites d'intensités employées, on n'obtient le plus souvent que la secousse de fermeture. Nous nous sommes assurée avant chacune de ces expériences que cette secousse de fermeture se produisait seule.

Pour l'étude du pied de l'escargot, organe à contraction particulièrement lente, il est indispensable d'éviter la première secousse de fermeture, faute de quoi la deuxième secousse (qui seule importe ici) se superposerait à la première avant qu'elle soit terminée, et l'observation manquerait de précision. La première fermeture, pour être inefficace, est faite en courant lentement croissant, ici courant en escalier, et l'onde obtenue est de la forme : figure 12.

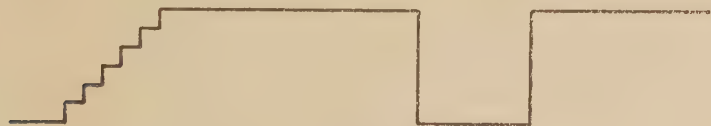


Fig. 12.

Lorsqu'il s'est agi de déterminer sur le pied de

l'escargot la constante θ , les temps à considérer dépassaient de beaucoup les temps les plus longs mesurables par le pendule de Keith Lucas.

Nous avons opéré de la façon suivante : on cherche le temps d'interruption nécessaire pour obtenir l'excitation avec une intensité supérieure au double de la rhéobase (pratiquement voltage plus élevé que le double du voltage rhéobasique).

Soit : i , cette intensité,

t , le temps d'interruption correspondant,

b , la rhéobase.

L'étude de la loi d'interruption nous a montré que la relation entre les voltages liminaires et les temps d'interruption est, comme pour les passages de courant, approximativement hyperbolique. Nous pouvons donc calculer ces temps sous les réserves que comporte cette approximation au moyen de la formule

$$i = \frac{a}{t} + b$$

et en déduire la constante θ .

$$i = b \left(1 + \frac{\theta}{t} \right)$$

La formule hyperbolique s'applique à une approximation suffisante à condition que la valeur i de l'intensité ainsi fixée ne dépasse pas $4b$, c'est-à-dire 4 fois la rhéobase.

Les valeurs de θ ainsi obtenues ne sont pas d'une rigoureuse exactitude ; elles sont cependant une indication suffisante du sens de la variation chronologique et de son ordre de grandeur.

Expérience du 15 Mai 1922.

Hélix pomatia. Sole pédieuse.

Pendule de Keith Lucas.

En série avec la préparation, résistance instrumentale 7.10^3 ohms.

Rhéobase 1,20 - 1,20 volt.

Chronaxie 23,4 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
1,65-1,65 volt	175,6 σ

Expérience du 15 Mai 1922.

Hélix pomatia.

Mêmes conditions expérimentales.

Rhéobase 1,80-1,92 volt.

Chronaxie 21,6 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
4,50 - 4,00 volts.	164,1 σ

Expérience du 20 Mai 1922.

Hélix pomatia.

Mêmes conditions expérimentales.

Rhéobase 1,80-1,80.

Chronaxie 28,8 σ .

Interruptions

Rhéobase	Constante θ
2,50 - 2,50 volts.	144 σ

TABLEAU IV

EXPÉRIENCES	τ	θ	$\frac{\theta}{\tau}$
15 mai 1922	23,4	175,6	7,50
15 » »	21,6	164,1	7,59
20 » »	28,8	144	5,00

En comparant nos résultats sur la sole pédieuse d'Hélix pomatia avec ceux obtenus sur le cœur et sur le sciatique gastrocnémien de la grenouille il apparaît nettement, même sans éliminer les chiffres les plus douteux, que les temps d'interruption efficaces sont d'autant plus grands que les tissus en cause sont plus lents et possèdent une plus grande chronaxie.

En effet voici les valeurs extrêmes trouvées pour θ en seconde 10^{-3} :

TABLEAU V

Sciatique gastrocnémien	0,97 - 2,01
(Valeurs du tableau II)	
Ventricule de grenouille	5,80 - 57,60
Pied de l'escargot	144,00 - 175,00

Mais on peut aller plus loin, laissant de côté les résultats sur le ventricule pour lequel les mesures sont particulièrement difficiles, comparons seulement le gastrocnémien et le pied de l'escargot. Pour ce dernier, le rapport $\frac{\theta}{\tau}$ présente des valeurs de 5 à 7, nous avons admis 5 (valeur obtenue par ventilation) pour le gastrocnémien, en éliminant les plus fortes. Ce rapport $\frac{\theta}{\tau}$ a donc pratiquement la même valeur pour ces deux tissus dont les chronaxies sont entre elles dans le rapport de 1 à 100.

L'approximation paraît ainsi excellente et la proportionnalité de θ à τ se trouve sinon démontrée, du moins rendue très probable.

Excitation d'ouverture

Les relations entre l'intensité du courant, la quantité d'électricité qu'il met en jeu et sa durée pour atteindre le seuil d'ouverture ont été étudiées par H. Cardot & H. Laugier (loc cit.). Les auteurs ont déterminé une constante de temps à l'ouverture T, dont la valeur est approximativement 10 fois celle de la chronaxie.

Dans nos expériences, au lieu de laisser le circuit indéfiniment ouvert comme l'ont fait Cardot & Laugier, le courant, après avoir été interrompu, est refermé à nouveau.

Or pour que l'excitation d'ouverture se produise, il faut que cette suspension de courant ait une certaine

durée. Ce sont les variations de cette durée en fonction des intensités et en fonction des quantités d'électricité supprimées dans chaque interruption, qu'il convenait d'étudier.

Toutes les recherches portant sur l'excitation d'ouverture sont faites en courant ascendant afin d'éviter dans les courants forts les effets du cathélectrotonus de retour dans la région cathodique.

Le dispositif général est le même que pour l'étude du seuil de fermeture, cependant comme le plus souvent il était nécessaire de connaître la chronaxie de la préparation en expérience, un inverseur placé en amont des électrodes permettait de faire varier le sens du courant, la chronaxie devant être déterminée en courant descendant.

Les recherches sur le seuil d'ouverture présentent toujours des difficultés techniques variées, aussi avons-nous dû modifier notre manière d'opérer pour l'adapter à ces expériences plus délicates. Un temps de repos assez long doit toujours séparer deux déterminations successives afin d'éviter le décalage du seuil d'ouverture dû aux passages de courants antérieurs (Laugier) (45).

Enfin il était indispensable d'avoir des préparations ne répondant qu'à l'ouverture en courant ascendant aussi avons-nous, le plus souvent, utilisé le procédé classique de la section thermique décrit par Gotch et Macdonald (15) et employé par Cardot & Laugier (7). Nous en rappellerons brièvement la technique :

Sur la grenouille (dont les centres nerveux ont été détruits), le nerf sciatique est disséqué ainsi que ses racines jusqu'au rachis ; la préparation constituée par ce nerf et un fragment de rachis est immergée sur une longueur de deux centimètres pendant deux minutes dans de l'huile portée à une température de 80-90° centigrades. L'immersion doit être brusque pour que la destruction corresponde à une section aussi nette que possible dans l'épaisseur du nerf. Dans ces conditions, une des électrodes étant placée sur la partie du nerf détruite par la chaleur, l'autre sur la partie intacte, on n'obtient

alors le plus souvent, seulement la secousse de fermeture en courant descendant et seulement celle d'ouverture en courant ascendant.

Bien entendu il n'a été retenu ici et considéré comme valables, que les expériences dans lesquelles la préparation ne donnait que la secousse d'ouverture, quelle que soit l'intensité employée.

Il importait tout d'abord d'établir la relation qui unit l'intensité excitante aux temps d'interruptions pour l'obtention de l'excitation d'ouverture, par conséquent de déterminer pour des durées de plus en plus brèves, l'intensité liminaire efficace à l'ouverture du courant (9).

On constate expérimentalement qu'il existe un seuil fondamental c'est le *seuil fondamental d'ouverture* de Cardot & Laugier, c'est-à-dire l'intensité minima donnant cette excitation pour une interruption de temps infinie. Ceci se produit quand le courant une fois ouvert n'est pas rétabli.

Il faut observer toutefois que le temps de passage précédant l'interruption doit toujours être supérieur à ce qu'on pourrait définir comme le *temps utile de passage pour l'ouverture*. Ce temps utile d'ouverture serait la durée de passage liminaire pour obtenir une excitation efficace à la rupture du courant avec une intensité égale au seuil fondamental d'ouverture.

En résumé, la secousse d'ouverture dépendant à la fois et du temps de passage et du temps de suspension du courant, il faut que le temps de passage précédant l'interruption soit suffisant pour que seul le temps d'interruption ait une influence.

Expérience du 7 Juillet 1924.

Rana fusca ♀. Sciatique gastrocnémien droit.

Température 24° centigrades.

Section thermique.

Rhéotome balistique de Weiss.

En série avec la préparation 39.10³ ohms.

La préparation est placée dans une chambre humide en paraffine, le nerf repose sur deux électrodes d'argent chloruré.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^2	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	0,42	
0,20	0,66	0,132
∞	0,42	
0,40	0,50	0,200
∞	0,42	
0,60	0,48	0,288
∞	0,42 - 0,44	
0,80	0,46	0,368
∞	0,44	

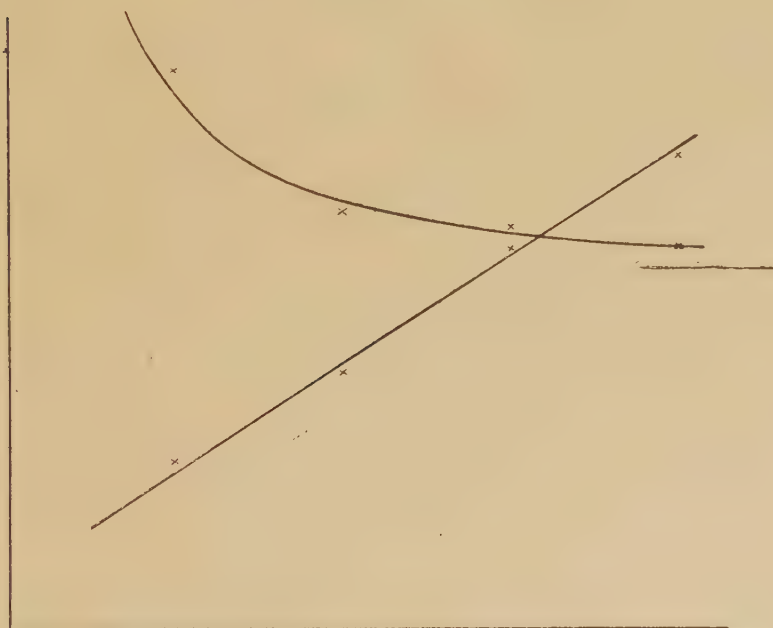


Fig. 13.

Expérience du 16 Juillet 1924.

Bufo vulgaris ♀. Sciatique gastrocnémien gauche.

Température 26° centigrades.

Section thermique.

Même dispositif expérimental.

TEMPS D'INTERRUPTION EN SECONDE 10^{-3}	VOLTAGE EN VOLT	QUANTITÉ D'ÉLECTRICITÉ SUPPRIMÉE DANS CHAQUE INTERRUPTION
∞	0,30	
0,20	0,66	0,132
∞	0,33	
0,40	0,45 - 0,46	0,182
∞	0,30	
0,60	0,40	0,240
∞	0,31	
0,80	0,37	0,296
∞	0,31	
1,00	0,34	0,340
∞	0,31	

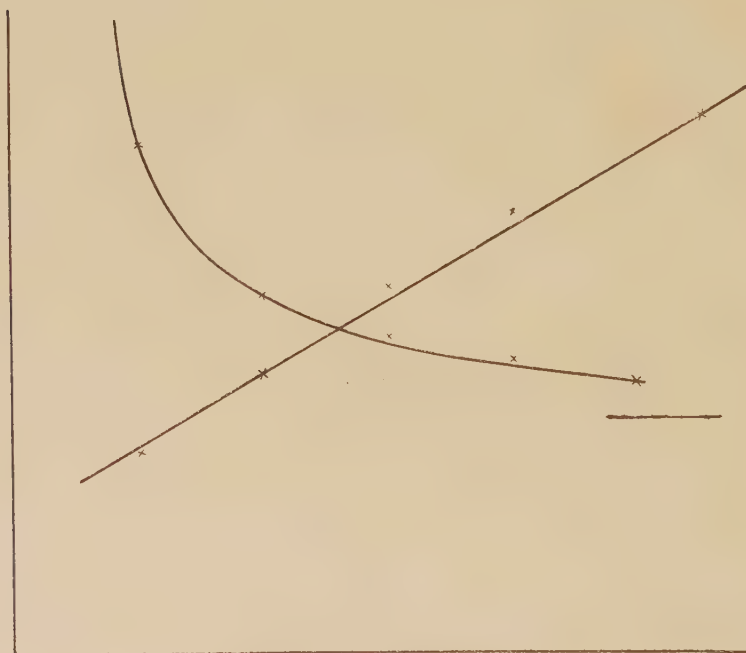


Fig. 14.

Ces chiffres mettent en évidence la nécessité d'élever le voltage du courant quand la durée d'interruption diminue.

D'après les graphiques correspondants on voit que

la relation régissant les durées d'interruption du courant en fonction des voltages liminaires est en première approximation hyperbolique. Par suite les quantités d'électricité supprimées dans chaque interruption décroissent avec le temps de suspension du courant, sensiblement suivant une droite; si l'on se contente d'une même approximation ce sont les relations primitivement admises pour les passages de courant, tant pour les excitations de fermeture que pour celles d'ouverture.

Il a été établi, dans le chapitre précédent, que les relations réglant les durées d'interruption pour l'obtention d'une excitation de fermeture était quantitativement très différentes de celles régissant la durée de passage de courant : les temps de suspension étant toujours plus grands que les temps de passage. Ici, au contraire, les durées d'interruption pour la production d'une excitation à l'ouverture du courant se rapprochent beaucoup des temps de passage nécessaires pour obtenir une excitation de fermeture, cas le plus simple de l'excitation électrique, tout en leur restant généralement un peu supérieurs.

Comme pour l'excitation de fermeture sans chercher une formule algébrique, il nous a paru commode de déterminer une constante de temps empirique caractérisant sur chaque tissu les temps d'interruption pour une excitation d'ouverture. Ce temps que nous désignerons par le symbole Θ sera la durée de suspension du courant nécessaire pour obtenir une excitation à la rupture du dit courant, avec une intensité double du seuil fondamental d'ouverture. Rappelons que le temps de passage antérieur doit être toujours au moins égal au temps utile de passage pour l'ouverture (10). Sans affirmer l'identité des lois d'excitation, nous pourrions ainsi comparer le rôle du temps dans l'interruption et dans le passage de courant puisque en première approximation il y a au moins une grande ressemblance entre les dites lois.

Les durées d'interruption dans les courbes ci-dessus sont sensiblement plus grandes que celles interve-

nant dans les courbes qui traduisent l'influence de la durée du passage pour l'excitation de fermeture ; elles sont beaucoup plus petites que celles intervenant dans l'interruption nécessaire à l'efficacité d'une deuxième fermeture : la constante Θ devra donc être comprise entre τ et θ , c'est en effet, ce que l'on constate.

Dans toutes les expériences suivantes, nous avons déterminé, en même temps que la constante Θ cherchée, la constante chronologique T (passage de courant, excitation d'ouverture) - Cardot & Laugier (2) (45)

Expérience du 10 Juin 1922..

Rana fusca ♂.

Electrodes impolarisables, modèle en verre rouge de L. Lapique.

Section thermique.

Cathode sur la partie du nerf traitée par l'huile chaude.

Constante T 1,80 σ

Anode sur la partie saine.

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

0,16 - 0,17 volt

Constante θ

0,72 σ

Expérience du 15 Juin 1922.

Rana fusca ♀. Sciatique gastrocnémien gauche.

Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 3,40 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

0,78 - 0,78 volt

Constante θ

0,50 σ

Expérience du 20 Juin 1922.

Rana esculenta. Sciatique gastrocnémien gauche.

Electrodes en verre rouge.

Cathode pinceau de coton. Anode terre de pipe.

Constante T 2,16 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

0,57 - 0,66 volt

Constante Θ

0,36 σ

Expérience du 21 Juin 1922.

Rana fusca ♀. Sciatique gastrocnémien gauche.
Même dispositif expérimental.

Pas de section thermique.

Chronaxie 0,10 σ .

Constante T 1,08 σ

Interruptions

Seuil fondamental
d'ouverture

0,62 - 0,62 volt

Constante Θ

0,39 σ

Expérience du 28 Juin 1922.

Rana esculenta ♀.

Section thermique.

Rhéotome balistique de Weiss.

Constante T 3,9 σ

Interruptions

Seuil fondamental
d'ouverture

0,37 - 0,37 volt

Constante Θ

0,56 σ

Expérience du 3 Juillet 1922.

Rana esculenta ♂. Sciatique gastrocnémien droit.
Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 2,30 σ .

Interruptions

Seuil fondamental
d'ouverture

0,26 - 0,25 volt

Constante Θ

0,32 σ

Expérience du 4 Juillet 1922.

Rana esculenta. Sciatique gastrocnémien gauche.
Mêmes conditions expérimentales.

Chronaxie τ 0,32 σ .

Constante T 1,80 σ .

Interruptions

Seuil fondamental
d'ouverture

0,35 - 0,34 volt

Constante Θ

0,44 σ

Expérience du 5 Juillet 1922.

Rana esculenta ♂. Sciatique gastrocnémien gauche.
Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 1,84 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

0,69 - 0,70 volt

Constante Θ

0,28 σ

Expérience du 7 Juillet 1922.

Rana esculenta. Sciatique gastrocnémien gauche.
Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 1,90 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

1,20 - 1,22 volt

Constante Θ

0,24 σ

Expérience du 24 Octobre 1923.

Rana fusca.

Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 1,29 σ

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

0,46 - 0,47 volt

Constante Θ

0,50 σ

Expérience du 27 Octobre 1923.

Préparation neuro-musculaire.

Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 1,29 σ

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

0,64 - 0,62 volt

Constante Θ

0,50 σ

Expérience du 21 Novembre 1923.

Préparation neuro-musculaire.

Mêmes conditions expérimentales.

Constante T 3,62 σ .

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
5,82 - 5,82 volts	0,29 σ

Expérience du 22 Novembre 1923.

Rana fusca.
Température 13° centigrades.
Mêmes conditions expérimentales.
Constante T 2,52 σ

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
0,76 - 0,80 volt	0,43 σ

Expérience du 26 Novembre 1923.

Préparation neuro-musculaire.
Température 17° centigrades.
Mêmes conditions expérimentales.
Constante T 2,88 σ .

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
1,62 - 1,62 volt	0,65 σ

Expérience du 8 Décembre 1923.

Rana fusca.
Température 18°5 centigrades.
Constante T 1,44 σ

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
2,91 - 2,97 volts	0,29 σ

TABLEAU VI

EXPÉRIENCES		T	⊙
10 Juin	1922	1,80	0,72
15 —	1922	3,40	0,50
20 —	1922	2,16	0,36
21 —	1922	1,08	0,39
28 —	1922	3,90	0,56
3 Juillet	1922	2,30	0,32
4 —	1922	1,80	0,44
5 —	1922	1,34	0,28
7 —	1922	1,90	0,24
24 Octobre	1923	1,29	0,50
27 —	1923	1,29	0,50
21 Novembre	1923	3,62	0,29
22 —	1923	2,52	0,43
26 —	1923	2,88	0,65
8 Décembre	1923	1,44	0,29
Moyenne		2,21	0,42

Le tableau ci-dessus résume les résultats obtenus sur les préparations neuromusculaires de grenouille. Il y est indiqué pour chaque expérience, la constante T, la constante $\odot$. Remarquons que la différence entre $\odot$ et T n'apparaît pas seulement dans les moyennes, mais que les valeurs trouvées dans les diverses expériences prises une par une sont toujours supérieures ou au moins égales à la valeur normale de la chronaxie.

Les temps sont comptés en millièmes de seconde.

Comme la chronaxie τ n'a pas été déterminée dans chacune des expériences ci-dessus, nous avons fait la moyenne des valeurs trouvées pour τ , indiquées dans le tableau I (page 44) et se rapportant à une série de grenouilles prises au hasard, la durée moyenne trouvée $0,24\sigma$, correspond d'ailleurs à la valeur moyenne de cette constante normalement comprise entre $0,2$ à $0,3\sigma$.

La moyenne des durées correspondant à $\odot$ dans

les expériences précédentes étant de $0\sigma 42$ le rapport

$$\frac{\frac{\phi}{\tau}}{\frac{\phi}{T}} = 1,75$$

Pour étudier ensuite les tissus lents, c'est-à-dire à chronaxie (τ) très élevée, après divers essais infructueux, nous nous sommes adressée au ventricule du cœur de l'escargot, un des rares organes lents permettant d'obtenir une secousse d'ouverture nette, *absolument distincte* de la secousse de fermeture.

Pour que l'expérience soit réalisable, il faut des animaux frais, le ventricule doit être de couleur claire, légèrement orangée, les battements relativement fréquents; si au contraire le ventricule présente une coloration ocre foncée, des battements ralentis et très espacés, les seuils d'excitation sont extrêmement élevés; pour la détermination de la nouvelle constante de temps, on arrive à des niveaux d'intensité tels que les modifications produites dans le tissu par le passage du courant ne sont plus réversibles, l'organe s'altère et devient rapidement inexcitable.

Le ventricule d'*Hélix pomatia* (excité à l'aide du dispositif déjà décrit pour le ventricule de *Rana*), présente des propriétés curieuses étudiées par L. Lapicque & H. Cardot (39) qui en font un objet de choix pour nos expériences. Lorsque l'électrode différenciée est la cathode, l'anode étant diffuse, on obtient à la fermeture du courant une diminution du tonus musculaire se traduisant par un léger aplatissement de l'organe dans la région de l'électrode négative. A l'ouverture au contraire, on a une contraction nette. Si l'on inverse le sens du courant les effets sont également inversés. Dans ces conditions l'observation quoique assez délicate permet de séparer les deux actions et en somme on peut admettre que la préparation ne répond qu'à l'ouverture ou à la fermeture, suivant le sens du courant excitant.

Voici une série de résultats obtenus sur le ventricule d'*Hélix pomatia* isolé :

Rhéotome, pendule de Keith Lucas.

Expérience du 23 Novembre 1922.

Chronaxie τ 44 σ .
Constante T 136 σ .

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
5,40 - 5,40 volts	110 σ

Expérience du 24 Novembre 1922.

Chronaxie τ 140 σ .
Constante T 272 σ .

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
4,80 - 4,80 volts	156 σ

Expérience du 28 Novembre 1922.

Chronaxie τ 46 σ .
Constante T 96 σ .

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
3,60 - 3,60 volts	104 σ

Expérience du 13 Avril 1923.

Chronaxie τ 118 σ .
Constante T 382 σ .

Interruptions

d'ouverture	
Seuil fondamental	Constante $\odot$
2,10 - 2,10 volts	136 σ

Expérience du 27 Avril 1923.

Chronaxie τ 160 σ .
Constante T 504 σ .

Interruptions

Seuil fondamental d'ouverture	Constante $\odot$
2,00 - 2,00 volts	272 σ

Expérience du 10 Mai 1923.

Chronaxie τ 110 σ .

Constante T 499 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

2,20 - 2,20 volts

Constante $\odot$

192 σ

Expérience du 12 Mai 1923.

Chronaxie τ 180 σ .

Constante T 468 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

2,00 - 1,75 volts

Constante $\odot$

422 σ

Expérience du 14 Mai 1923.

Chronaxie τ 127 σ .

Constante T 580 σ .

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

5,50 — 5,50 volts

Constante $\odot$

241 σ

Expérience du 18 Mai 1923.

Chronaxie τ 127

Constante T 585

Interruptions

Seuil fondamental

d'ouverture

2,40 - 2,40 volts

Constante $\odot$

192 σ

Comme pour le sciatique de la grenouille, les résultats des expériences précédentes concernant le ventricule d'Hélix, ont été groupés dans un tableau résumé. (Tableau VII, page 66).

Les temps sont toujours exprimés en millièmes de secondes.

TABLEAU VII

EXPÉRIENCES	τ	T	Θ	Θ
				τ
23 Novembre 1922	14 ⁴⁴	136	110	2,50
24 — 1922	140	272	156	1,11
28 — 1922	46	96	104	2,26
13 Avril 1923	118	882	136	1,15
27 — 1923	160	504	272	1,70
10 Mai 1923	110	499	192	1,74
12 — 1923	180	468	422	2,34
14 — 1923	127	580	241	1,89
18 — 1923	127	585	192	1,51
Moyenne	116	446	202	1,80

Certaines des valeurs portées pour Θ dans le tableau ci-dessus n'ont pas été obtenues expérimentalement, elles excédaient, en effet, les limites de mesure du pendule de Keith Lucas qui ne permettait pas de dépasser une durée de 170σ . Nous avons donc dans ces expériences extrapolé la valeur de Θ au moyen de la formule hyperbolique dont nous avons eu l'occasion de parler à propos de l'excitation de fermeture. L'approximation de la formule ne peut en effet entraîner une grosse erreur, l'extrapolation étant généralement peu éloignée des valeurs expérimentales. Remarquons que le rapport $\frac{\Theta}{\tau}$ reste du même ordre de grandeur que Θ ait été obtenu par mesure directe ou par le calcul.

On voit d'après les valeurs trouvées pour Θ , que les durées d'interruption efficaces sont ici beaucoup plus longues en raison sans doute, de ce que le cœur de l'escargot ($\tau = 115\sigma$ environ), est un organe considérablement plus lent que le sciatique de grenouille ($\tau = 0,30 \sigma - 0,25 \sigma$).

Et même, fait remarquable, le rapport moyen des deux constantes τ et Θ est très sensiblement le même dans les deux cas : il est de $\frac{1,66}{7,23}$ pour le sciatique de grenouille et de $\frac{1,67}{7,80}$ pour le ventricule de l'escargot ;

cependant nous avons affaire à des organes dont les chronaxies sont très différentes, le rapport des chronaxies du ventricule d'Hélix et du sciatique de Rana est en effet d'environ 560. Faisons remarquer en passant que nous n'attribuons pas autrement d'importance à l'accord rigoureux signalé entre les rapports ci-dessus ; la précision apparente est même plus grande que celle de nos expériences et tient sans doute à une simple coïncidence ; mais nous sommes en droit d'affirmer que les deux chiffres sont non seulement du même ordre de grandeur, mais certainement voisins.

Les tissus excitables ont donc été jusqu'ici caractérisés par un certain nombre de constantes empiriques :

τ (constante de temps fondamentale, *chronaxie de Lapicque* ; caractérisant les durées de *passage* de courant pour la production d'une excitation à la *fermeture* du courant).

T (constante de temps caractérisant les durées de *passage* de courant pour la production d'une excitation à l'*ouverture* du dit courant).

θ (constante de temps caractérisant les durées d'*interruption* du courant pour la production d'une excitation au *rétablissement* du dit courant).

$\odot$ (constante de temps caractérisant les durées d'*interruption* du courant pour la production d'une excitation à la *rupture* du dit courant).

Si nous n'avons pas, après tant d'auteurs autorisés, à mettre une fois de plus en évidence l'importance de la chronaxie, expression physiologique des propriétés des organes excitables, qu'il nous soit permis d'insister sur ce point : de même que la constante T de Cardot & Laugier, les nouvelles constantes des temps d'interruption θ et $\odot$ sont en relations étroites avec la chronaxie et, par suite, correspondent comme elle à un caractère physiologique des tissus vivants.

LOCALISATIONS THERMIQUES DES EXCITATIONS

PAR INTERRUPTIONS DE COURANT

Nous avons déjà insisté sur l'importance qu'il y avait à n'employer suivant l'expérience considérée que des préparations répondant exclusivement à la fermeture ou à l'ouverture du courant. Ceci est capital pour la validité de nos résultats.

En effet, les temps d'interruption utilisés dans nos expériences sont parfois si brefs que sans cette précaution il serait impossible de discerner à l'observation directe si la secousse obtenue au moment où l'on fait une interruption est due à la rupture du courant (ouverture O_1 , fig. 2, page 2), ou au rétablissement de ce courant (2^e fermeture F_2 , même figure).

Il importait, pour avoir l'absolue certitude d'éviter cette cause d'erreur, de localiser les excitations de fermeture et d'ouverture obtenues par interruptions de courant ; c'est dans ce but que nous avons employé la méthode des localisations thermiques.

Le principe de celle-ci est le suivant :

D'une part, H. Cardot & H. Laugier (5) ayant établi que l'excitation de fermeture est toujours cathodique et l'excitation d'ouverture toujours anodique,

d'autre part, nos recherches ayant mis en évidence deux nouvelles constantes caractérisant les temps d'interruption :

θ temps d'interruption fermeture
④ temps — — — ouverture,
si un réchauffement ou un refroidissement local

de la cathode provoque une diminution ou une augmentation de la valeur obtenue pour θ c'est que la constante θ caractérise bien une excitation de fermeture. De même si une variation thermique produite localement à l'anode a un retentissement sur la valeur de la constante Θ , c'est que l'excitation obtenue est une excitation d'ouverture.

Par conséquent, avec les excitations par interruptions de courant dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placée, nous avons bien toujours eu des expériences ne répondant qu'à une *seule* sorte d'excitation, fermeture ou ouverture suivant les cas.

La technique des localisations thermiques est celle déjà utilisée par H. Cardot & H. Laugier (5) :

Sur la préparation neuromusculaire, la section thermique est pratiquée à l'aide d'huile chaude ; le nerf placé dans la fine rainure d'une chambre de paraffine repose sur deux électrodes d'argent qui sont elles-mêmes supportées par deux tubes de verre fin A et B (fig. 15) dans lesquels un dispositif simple permet de faire plusieurs circulations d'eau à des températures différentes. Ces températures devant être naturellement comprises entre les limites compatibles avec l'intégrité physiologique des tissus de grenouille.

Ce dispositif consiste essentiellement en trois vases V, V₁, V₂, qui présentent un tube d'écoulement inférieur, et qui renferment respectivement :

V de l'eau à la température du laboratoire (qui a varié de 13° à 19° suivant les jours).

V₁ de l'eau à température plus élevée (22° à 26° suivant les expériences).

V₂ de l'eau refroidie par de la glace et atteignant 3° à 4°.

Un jeu de tubes Y, reliés par des ajutages en caoutchouc munis de pinces à vis, permet de faire circuler à volonté en A de l'eau des vases V, V₁, V₂, tandis que par B s'écoule uniquement de l'eau de V. Un thermomètre placé en amont du tube A et aussi près de lui que

possible dans le tube T, indique la température de l'eau circulant en A.

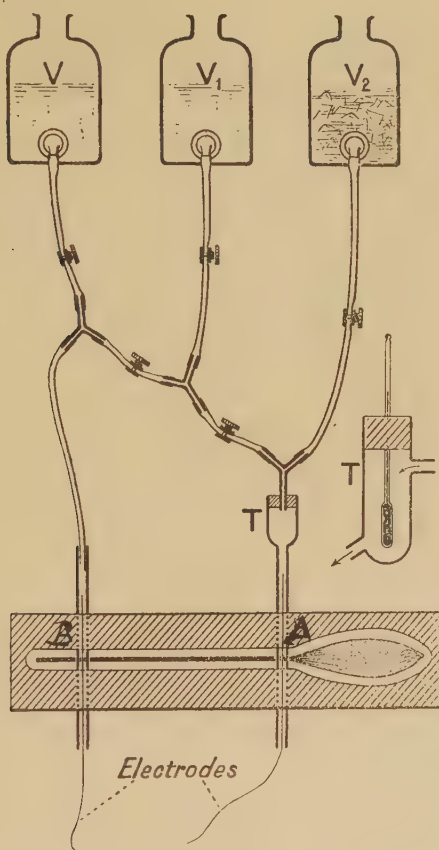


Fig. 15.

A est toujours l'électrode active, anode ou cathode suivant l'expérience.

Dans le cas de section thermique, quelle que soit la position, sur la région mortifiée du nerf, de l'électrode instrumentale indifférente, l'électrode effective est toujours reportée au niveau de la surface de séparation entre la région mortifiée et la région saine ; aussi le nerf a-t-il toujours été placé sur les électrodes de manière que cette zone limite soit située, sinon exactement sur le fil électrode (puisque, naturellement, on n'en peut être

sûr, le fil électrode n'ayant que quelques dixièmes de millimètres de diamètre), du moins sur le tube B, celui dans lequel pendant toute la durée de l'expérience circule de l'eau à la température du laboratoire. Il importe en effet que l'électrode indifférente B soit suffisamment éloignée du tube A pour ne pas être touchée par les variations de température produites expérimentalement à ce niveau. C'est pourquoi, pour plus de sécurité encore, afin de vérifier ce dispositif expérimental avant d'aborder les localisations avec interruptions de courant, nous avons par des expériences préalables localisé sur la préparation neuromusculaire, en inversant le sens du courant excitant, et l'excitation de fermeture, et l'excitation d'ouverture.

Expérience du 7 Novembre 1923.

Sciatique gastrocnémien de grenouille.

1° Excitation d'Ouverture.

Courant ascendant. A anode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTE T
A et B à 19°	0,48 - 0,49 volt	2,10 σ
A à 4°5. B à 19°	0,39 - 0,39 volt	4,71 σ

2° Excitation de Fermeture.

Courant descendant. A cathode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	RHÉOBASE	CHRONAXIE τ
A et B à 19°	0,30 - 0,30 volt	0,18 σ
A à 4°. B à 19°	0,27 - 0,27 volt	0,43 σ

Expérience du 31 Octobre 1923.

Sciatique gastrocnémien de grenouille.

1° Excitation d'ouverture.

Courant ascendant. A anode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTE T
A et B à 13°	0,34 - 0,34 volt	2,92 σ
A à 23°. B à 13°	0,48 - 0,49 volt	1,87 σ

2° Excitation de Fermeture.

Courant descendant. A cathode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	RHÉOBASE	CHRONAXIE τ
A et B à 13°	0,30 - 0,28 volt	0,45 σ
A. à 24°. B à 13°	0,30 - 0,29 volt	0,30 σ

Ces expériences montrent bien que les variations de température, dont seule l'électrode A a été le siège, ont amené une modification de la constante T d'ouverture lorsque A était anode, et de la chronaxie τ lorsque A était cathode.

A a donc bien été le siège de l'excitation dans les deux cas.

EXPERIENCES DE LOCALISATIONS

THERMIQUES RELATIVES A LA CONSTANTE θ

Expérience du 20 Juin 1923.

Rana esculenta. Sciatique gastrocnémien droit.
Courant descendant. A cathode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	RHÉOBASE	CONSTANTE θ
A et B à 17°	0,51 - 0,51 volt	2,00 σ
A à 24°5. B à 17°	0,63 - 0,66 volt	1,00 σ

Expérience du 30 Juin 1923.

Sciatique gastrocnémien droit.
Courant descendant. A cathode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	RHÉOBASE	CONSTANTE θ
A et B à 15°	0,35 volt	0,84 σ
A à 22°. B à 15°	0,46 volt	0,40 σ

Expérience du 3 Juillet 1923.

Rana fusca. Sciatique gastrocnémien gauche.
Courant descendant. A cathode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	RHÉOBASE	CONSTANTE θ
A et B à 19°	0,67 - 0,67 volt	2,30 σ
A à 6°. B à 19°	0,59 - 0,59 volt	3,96 σ

EXPERIENCES DE LOCALISATIONS

THERMIQUES RELATIVES A LA CONSTANTE θ

Expérience du 31 Octobre 1923.

Sciatique gastrocnémien de Rana.

Courant ascendant. A anode.

Dans cette expérience ont été également enregistrées les variations de T sous l'influence des modifications de température de l'anode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTES : T	θ
A et B à 13°	0,34 - 0,34 volt	2,83 σ	
A à 23°. B à 13°	0,48 - 0,49 volt	1,81 σ	
A et B à 15°	0,55 - 0,57 volt		1,37 σ
A à 26°. B à 15°	0,80 - 0,80 volt		0,94 σ

Expérience du 24 Octobre 1923.

Rana fusca. Sciatique gastrocnémien.

Courant ascendant. A anode.

Seuil fondamental d'Ouverture 0,46-0,44 volt.

Constante T 1,37 σ .

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTE θ
A et B à 17°	0,46 - 0,47 volt	0,51 σ
A à 25°. B à 17°	0,66 - 0,68 volt	0,29 σ
A à 4°5. B à 17°	0,58 0,57 volt	0,72 σ

Expérience du 27 Octobre 1923

Sciatique gastrocnémien.

Courant ascendant. A anode.

Seuil fondamental d'Ouverture 0,52-0,54 volt.

Constante T 1,37 σ .

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTE Θ
A et B à 15°	0,60 - 0,60 volt	0,51 σ
A à 25°. B à 15°	0,72 - 0,78 volt	0,43 σ
A à 3°. B à 15°	0,80 - 0,78 volt	0,72 σ

Expérience du 8 Décembre 1923.

Rana fusca. Sciatique gastrocnémien.

Courant ascendant. A anode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTES : T Θ
A et B à 18°5	1,44 - 1,44 volt	1,45 σ
A à 4°. B à 18°5	1,92 - 2,00 volts	4,78 σ
A et B à 18°5	3,36 - 3,36 volts	0,36 σ
A à 4°5. B à 18°5	3,12 - 3,18 volts	0,65 σ

Expérience du 22 Novembre 1923.

Rana fusca. Sciatique gastrocnémien.

Courant ascendant. A anode.

TEMPÉRATURE DES ÉLECTRODES	SEUIL FONDAMENTAL D'OUVERTURE	CONSTANTES : T Θ
A et B à 13°	1,00 - 0,96 volt	2,53 σ
A et B à 13°	0,76 - 0,80 volt	0,43 σ
A à 3°. B à 13°	1,08 - 1,12 volt	0,79 σ

Ces deux séries d'expériences mettent en évidence que les variations locales à la cathode amènent une variation dans la valeur obtenue pour θ ; cette constante caractérise donc une *excitation de fermeture*. De même les modifications de température produites à l'anode provoquent une variation correspondante de la constante Θ , celle-ci est par conséquent une *constante d'ouverture*.

TEMPS UTILE D'INTERRUPTION

A propos de l'excitation électrique par passage de courant nous avons très brièvement indiqué ce qu'était le temps caractéristique appelé par L. Lapicque *temps utile*.

Dès le début de ce chapitre, spécialement consacré à l'étude de ce que nous appellerons *le temps utile d'interruption*, il est nécessaire de préciser avec un peu plus de détails ce qu'est le temps utile de Lapicque :

C'est la durée de passage du courant au dessous de laquelle un tissu excitable ne répond plus à l'intensité rhéobase. Avec toute durée inférieure au temps utile, il faut une intensité plus élevée que la rhéobase pour obtenir une réponse à l'excitation ; pour toute valeur du temps supérieure au temps utile, le seuil est invariable et indépendant du temps de passage de courant : c'est par définition la rhéobase.

Ceci pour les passages de courant et l'excitation de fermeture.

Le temps utile étudié par Lapicque a une valeur qui est d'environ 6 à 10 fois celle de la chronaxie sur un même tissu.

Nous définirons un *temps utile d'interruption* pour l'excitation de fermeture comme la durée d'interruption au-dessous de laquelle la préparation ne répond plus au rétablissement du courant avec une intensité égale à la rhéobase.

De même nous appellerons *temps utile d'interruption pour l'excitation d'ouverture* la durée d'interruption au-dessous de laquelle il faut remonter le seuil fondamental d'ouverture pour avoir une réponse à la rupture du courant.

TEMPS UTILE

EXCITATION DE FERMETURE

1° PASSAGE DE COURANT

La question du temps utile étant dans l'excitation électrique une question d'ordre général, nous avons tenu pour contrôler notre expérimentation à faire nous-mêmes quelques déterminations de temps utile de L. Lapicque avec passages de courant.

La détermination expérimentale *exacte* de la rhéobase est une des plus grosses difficultés auxquelles on se heurte dans l'étude du temps utile ; il importe en effet de connaître la rhéobase avec une grande précision, la courbe représentative de la loi d'excitation atteignant progressivement la valeur de la rhéobase, une grande variation dans la valeur du temps de passage liminaire correspond dans cette partie de la courbe, à une très faible variation dans le seuil d'intensité. Aussi avons-nous dans ces expériences fait usage du nouveau réducteur de potentiel de L. Lapicque (40) qui permet de fractionner le voltage de la source à 1/1.000^e près.

Expérience du 16 Mai 1927.

Rana esculenta ♀. Sciatique gastrocnémien droit.

Electrodes impolarisables au calomel d'Ostwald.

Rhéotome balistique de Weiss. Vitesse de la balle 240 mètres par seconde.

Résistance instrumentale en série avec la préparation 178.000 ohms.

- Les temps sont exprimés en centimètres, distance des deux courts-circuits.

RHÉOBASE	TEMPS UTILE	CHRONAXIE	RAPPORT (*)
0,368-0,370 v.	72,5	10,5	6,9

(*) Dans cette série d'expériences, le rapport indiqué est celui :

$$\frac{\text{Temps utile}}{\text{Chronaxie}}$$

Expérience du 18 Mai 1927.

Rana esculenta. Sciatique gastrocnémien gauche.

Mêmes conditions expérimentales.

RHÉOBASE	TEMPS UTILE	CHRONAXIE	RAPPORT
0,278-0,280 v.	51	8	6,37

Expérience du 23 Mai 1927..

Préparation neuro-musculaire.

Résistance 495.000 ohms.

RHÉOBASE	TEMPS UTILE	CHRONAXIE	RAPPORT
0,274-0,274 v.	74	10,5	7

Ces déterminations ont été faites dans la matinée, à 10 heures ; la préparation avait été mise en circuit à 9 heures (donc une heure de stabilisation).

A 3 heures de l'après-midi, les mêmes déterminations sont refaites sur la même préparation.

RHÉOBASE	TEMPS UTILE	CHRONAXIE	RAPPORT
0,596-0,596 v.	86	7,5	11,46

Expérience du 8 Juin 1927.

Rana esculenta ♀.

Mêmes conditions expérimentales.

RHÉOBASE	TEMPS UTILE	CHRONAXIE	RAPPORT
0,290-0,288 v.	87	10,5	8,28

Expérience du 9 Juin 1927.

Rana fusca ♀. Sciatique gastrocnémien gauche.

Mêmes conditions expérimentales.

RHÉOBASE	TEMPS UTILE	CHRONAXIE	RAPPORT
0,288-0,284 v.	71	7	10

Ces résultats confirment purement et simplement ceux de Lapicque.

2° INTERRUPTIONS DE COURANT

Dans toutes les expériences sur les interruptions de courant les préparations présentant une stabilité prolongée sont rares ; indépendamment de toutes les causes habituelles qui peuvent faire varier l'excitabilité d'un

tissu vivant au cours d'une expérience, ce mode d'excitation a pour conséquence une fatigue précoce de la préparation ; le repos prolongé entre chaque intervention s'impose et malgré cette précaution la conservation physiologique de l'organe est d'une durée assez limitée.

Il faut donc, pour qu'elles soient valables, que ces expériences (assez longues en elles-mêmes) soient conduites le plus rapidement possible, faute de quoi on observerait des variations importantes de rhéobase qui rendraient illusoires les déterminations correspondantes de temps utile.

Toutes les expériences ont pour objet l'ensemble neuro-musculaire sciatique-gastrocnémien de grenouille.

Le rhéotome dont nous disposions, pendule de Keith Lucas, ne nous permettait pas de faire des interruptions de courant d'une durée supérieures à 168-170 σ , le plus souvent les interruptions de cette durée ne donnaient pas de réponse avec la rhéobase prise comme intensité : le temps utile était donc supérieur à cette valeur.

Dans plusieurs expériences, nous avons dû nous contenter de constater que le temps utile cherché était supérieur à 168-170 σ sans plus de précision. Dans un certain nombre d'autres expériences au contraire et quand nous employons l'excitateur en ébonite de L. Lapicque (26), nous avons pu nous rendre compte que le temps utile d'interruption devait être voisin de cette durée limite donnée par le rhéotome, tout en étant encore nettement supérieur.

En effet, l'excitateur en ébonite de L. Lapicque se place au-dessous du tronc du sciatique, in situ dans la cuisse de l'animal, l'excitation du tronc nerveux en ce point se transmet donc à tous les muscles qu'il innerve dans la patte. Dans ce cas, et quelle que soit l'excitation portée sur le sciatique (fermeture, ouverture, passages ou interruptions de courant), il se produit toujours un mouvement de l'extrémité de la patte, des doigts, avant la réponse du gastrocnémien. Si le temps de passage restant fixe, on fait varier l'intensité excitante, la contraction des doigts se produira avec une intensité légèrement

plus faible que pour le gastrocnémien. Si, au contraire, l'intensité restant invariable, on cherche la durée de passage liminaire, la réponse dans la patte se fera avec un passage de courant moins prolongé.

En excitant ainsi le tronc sciatique dans son entier sur l'animal dont les centres nerveux ont été détruits, nous avons, dans bien des cas, avec comme intensité excitante la rhéobase du gastrocnémien, observé avec une durée d'interruption 168-170 σ , une contraction nette des doigts, ce qui indique que la durée ci-dessus, tout en étant insuffisante, se rapproche cependant de celle cherchée.

Dans les expériences, ce fait est signalé chaque fois qu'il s'est produit en indiquant que le temps utile cherché est voisin de 168-170 σ .

Expérience du 2 Juin 1924.

Rana fusca. Patte droite.

Excitateur en ébonite de L. Lapicque.

Résistance en série avec la préparation 300.000 ohms.

Rhéobase	Temps utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
0,38 - 0,38 volt	voisin de 168 σ	0,82 σ	voisin de 200

Expérience du 3 Juin 1924.

Rana esculenta. Patte gauche.

Mêmes conditions expérimentales.

Rhéobase	Temps utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
0,38 - 0,40 volt	> 168 σ	2,17 σ	> 76

Expérience du 25 Octobre 1924.

Rana fusca ♀. Patte gauche.
Mêmes conditions expérimentales.
Température 19°5 centigrades.

Rhéobase	Temps utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
3,38 - 3,38 volts	135 σ	0,36 σ	365

La Chronaxie du gastrocnémien déterminée au condensateur était de 0,107 σ , valeur très petite, c'est ce qui explique que la constante θ présente également une valeur inférieure à celle généralement trouvée, de sorte que le temps utile d'interruption correspondant a pu être mesuré par le pendule.

Expérience du 5 Mars 1925.

Rana fusca ♂. — Patte gauche.
Excitateur en ébonite de L. Lapique.
Mêmes conditions expérimentales.

Rhéobase	Temps utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
2,310-2,310 volts	Voisin de 168 σ	0,52 σ	Voisin de 323

Expérience du 10 Mars 1925.

Rana fusca ♀. — Sciatique gastrocnémien gauche. Section thermique.
Électrodes d'argent chloruré.
Préparation neuromusculaire placée dans une chambre en paraffine.

Rhéobase	Temps utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
2,54 - 2,54 volts	156 σ	1,65 σ	94

Expérience du 15 Mai 1925..

Préparation neuro musculaire.

Mêmes conditions expérimentales que dans l'expérience précédente

Rhéobase	Temps Utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
0,460-0,460 volts	$> 156 \sigma$	0,82 σ	> 187

EXPERIENCES DE CONTROLE

SUR LE TEMPS UTILE D'INTERRUPTION

Cette série d'expériences a été entreprise sur le conseil de M. Lapicque.

Le temps utile était mesuré avec le maximum de garanties contre la polarisation possible des électrodes. Les conditions expérimentales sont celles exposées en détail pages 45 et 46.

Expérience I.

Rhéobase	Temps Utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
6,16-6,16 volts	voisin de 165 σ	0,97 σ	voisin de 170

Expérience II.

Rhéobase	Temps Utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
7,20 - 7,20 volts	$> 165 \sigma$	0,82 σ	> 201

Expérience III.

Rhéobase	Temps Utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
4,56-4,56 volts	voisin de 165 σ	2,01 σ	voisin de 82 σ

Expérience IV.

Rhéobase	Temps Utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
4,48-4,48 volts	$> 165 \sigma$	1,35 σ	> 122

Expérience V.

Rhéobase	Temps Utile d'Interruption	Constante θ	Rapport
7,48-7,48 volts	$> 165 \sigma$	0,60 σ	> 275

Dans cette dernière expérience la Chronaxie était exceptionnellement faible, déterminée au condensateur elle avait une valeur de 0,08 σ .

D'après ces résultats il semblerait que le temps utile d'interruption pour la production d'une excitation de 2^e fermeture a comme ordre de grandeur la centaine de fois la constante θ (100 à 400 fois environ).

Nous savons bien que malgré toutes les précautions prises ici, nous ne sommes vraisemblablement pas parfaitement à l'abri de la polarisation des électrodes (qu'il est impossible d'éviter complètement), polarisation qui, dans ces mesures de temps utile d'interruption, peut influencer assez fortement sur le seuil de la 2^e fermeture, les valeurs trouvées pouvant par conséquent être entachées d'une certaine erreur par excès.

Néanmoins, nous croyons pouvoir affirmer que le temps utile d'interruption pour la 2^e fermeture est beaucoup plus grand par rapport à la constante θ que le temps utile de passage par rapport à la chronaxie τ , ~~temps utile de fermeture par rapport à la chronaxie τ~~ , et les résultats acquis sont suffisants pour mettre en relief la différence essentielle qui existe ici entre les excitations par interruptions de courant et les excitations par passages de courant : Lapicque ayant démontré que le temps utile dans les conditions ordinaires de l'excitation électrique est de 6 à 10 fois la chronaxie, résultat que nos expériences personnelles ont parfaitement vérifié.

TEMPS UTILE.

EXCITATION D'OUVERTURE

1° PASSAGE DE COURANT

Si l'on se réfère aux recherches de H. Cardot et H. Laugier (2) (45) qui seuls ont donné des lois complètes d'ouverture par passages de courant, on ne trouve pas de chiffres relatifs à un *temps utile de passage de courant* pour obtenir une excitation à la rupture dudit courant.

Le temps de passage au-delà duquel l'intensité reste constante et égale au seuil fondamental n'a pas été étudié par ces auteurs. Cependant, dans une de leurs expériences et sur la préparation neuromusculaire de grenouille (expérience du 9 novembre 1911) où la constante T était d'environ 4σ , il y a encore une augmentation du seuil avec un temps de passage de 86σ soit plus de 20 fois la constante T.

Quelques déterminations que nous avons faites nous-même, sans donner une valeur absolument exacte du temps utile de passage de courant pour l'ouverture, nous ont permis de nous rendre compte qu'il atteint 30 à 100 fois environ la constante T.

2° INTERRUPTION DE COURANT

Toutes ces expériences sont faites en courant ascendant et sur l'ensemble sciatique gastrocnémien de grenouille. La préparation neuro-musculaire est placée dans la chambre à excitation en paraffine. Electrodes en argent et chlorurées.

Expérience du 14 Mars 1925.

Seuil fondamental d'Ouverture	Temps Utile d'Interruption
0,270-0,276 volt	92 σ

Expérience du 23 Mars 1925.

Préparation neuromusculaire.
Mêmes conditions expérimentales.

Seuil fondamental d'Ouverture	Temps Utile d'Interruption	Constante $\odot$	Rapport
1,284-1,284 volt	160 σ	0,52 σ	300

Expérience du 20 Mai 1925.

Rana fusca. — Sciatique gastrocnémien gauche.
Mêmes conditions expérimentales.
Section thermique.

Seuil fondamental d'Ouverture	Temps Utile d'Interruption	Constante $\odot$	Rapport
0,240-0,246 volt	164 σ	1,65 σ	100

Expérience du 25 Mai 1925.

Rana fusca. — Sciatique gastrocnémien droit.
Mêmes conditions expérimentales.
Section thermique.

Seuil fondamental d'Ouverture	Temps Utile d'Interruption	Constante $\odot$	Rapport
0,660-0,660 volt	> 163 σ	0,90 σ	> 180 σ

Expérience du 2 Juin 1925.

Rana fusca. — Sciatique gastrocnémien gauche.
Section thermique.
Mêmes conditions expérimentales.

Seuil fondamental d'Ouverture	Temps Utile d'Interruption	Constante $\odot$	Rapport
2,940-2,940 volts	> 164 σ	0,76 σ	> 215

Expérience du 8 Juin 1925.

Rana esculenta. — Sciatique gastrocnémien gauche.
Mêmes conditions expérimentales.
Section thermique.

Seuil fondamental d'Ouverture	Temps Utile d'Interruption	Constante Θ	Rapport
7,50-7,60 volts	156 σ	0,52 σ	300

Expérience du 24 Juin 1925.

Rana esculenta. — Sciatique gastrocnémien gauche.
Mêmes conditions expérimentales.
Section thermique.

Seuil fondamental d'ouverture	Temps Utile d'Interruption	Constante Θ	Rapport
4,700-4,700 volts	> 166 σ	0,82 σ	> 300 .

La durée d'interruption utile, avec comme intensité excitante le seuil fondamental d'ouverture, est pour la production de la secousse d'ouverture de 200 à 300 fois et plus la constante Θ , telle que nous l'avons définie.

Le rapport :

$$\frac{\text{Temps utile d'interruption pour l'ouverture}}{\text{Constante } \Theta}$$

est nettement plus élevé que le rapport

$$\frac{\text{Temps utile de passage pour l'ouverture}}{\text{Constante T}}$$

ETUDE DU TEMPS DE PASSAGE DE COURANT

PRECEDANT L'INTERRUPTION

SON INFLUENCE SUR LA VALEUR DE LA

CONSTANTE ©

Dans toutes les expériences relatées jusqu'ici, le temps de passage du courant précédant l'interruption était obtenu à l'aide d'une clef à main que l'on fermait avant la mise en mouvement des rhéotomes.

Cette manœuvre était conduite de manière à durer quelques dixièmes de seconde lorsqu'il s'agissait de la préparation neuromusculaire de la grenouille, pour laquelle cette durée est pratiquement infinie. Lorsque nos études ont porté sur des organes lents, nous avons allongé cette durée de manière à ce qu'elle atteigne jusqu'à plusieurs secondes suivant les cas.

Pour la commodité de l'exposé, nous appellerons ici *temps de passage préalable*, le temps de passage de courant qui précède l'interruption.

Les auteurs cités au début de cette thèse ayant étudié les interruptions de courant, ne se sont pas, en général, préoccupés de l'influence de ce temps de passage préalable sur les valeurs des durées d'interruptions correspondantes, efficaces pour l'excitation.

Il est impossible de tirer une conclusion des travaux de Tigerstedt (51) au point de vue de l'influence du temps de passage préalable, sur les conditions réglant l'apparition de la secousse d'ouverture. L'auteur dirige ses recherches de telle façon que les passages et les in-

terruptions se succèdent continuellement au cours d'une même expérience.

Les durées d'interruption, qui oscillent de 0,3 à 0,8 seconde, ont, dans quelques essais, été portées à 2, 3, 5, et même 4,7 secondes, c'est-à-dire que l'interruption dure le plus souvent un temps qui est supérieur à ce que nous avons déterminé comme le temps utile d'interruption pour l'excitation d'ouverture. Par conséquent dans ce cas, l'apparition de la secousse d'ouverture dépendra uniquement du temps de passage du courant qui joue seul, l'interruption pouvant être considérée comme infinie.

Les temps de passage préalables s'échelonnent entre 0,1 et 14,9 secondes, tout en restant le plus souvent de quelques dixièmes de seconde seulement.

Cependant, même en ne retenant que les résultats obtenus avec des interruptions de 0,3 à 0,5 seconde, qui sont très voisines du temps utile d'interruption pour l'ouverture ou peuvent même lui être inférieures, les temps de passage préalables sont essentiellement variables.

De plus dans le cas de séries continues de passages et interruptions de courant, l'apparition d'une secousse d'ouverture à un moment donné ne dépend pas seulement du temps de passage de courant qui la précède immédiatement, elle peut être aussi influencée par les passages antérieurs à celui-là, qui auraient laissé dans le tissu un résidu de polarisation non négligeable.

Woodworth (55) sur un organe à contraction lente, l'estomac de la grenouille, fait également des passages et des suspensions de courant en séries ininterrompues; nous n'avons pas trouvé d'indication sur les durées de passage préalable utilisées par l'auteur, durées dont l'insuffisance pourrait cependant se faire sentir à un niveau relativement élevé, sur un organe ayant une grande chronaxie, tel que celui qu'il employait (estomac de la grenouille, chronaxie = 1 seconde (35).

Stewart (50), sur le muscle lisse de mammifère

(vessie de chat), dans une série continue de passages et d'interruptions de courant (comme on peut s'en rendre compte par l'examen des graphiques qui illustrent son mémoire), fait croître simultanément et les temps de passage et les temps de suspension du courant excitant. Dans ces conditions, le seuil d'une excitation de fermeture apparaît après un passage de 19 secondes environ, avec une interruption de $1/5$ de seconde. Notons qu'il n'y avait pas de réponse avec une interruption de $1/20$ de seconde, succédant à un passage dont la durée exacte ne peut être connue (elle est en dehors des limites du tracé publié), mais qui est cependant de plusieurs secondes.

Gildemeister & Otto Weiss (14) emploient des durées de passage préalable fixes et égales à 1 seconde; il semble, disent-ils, que si l'on raccourcit cette durée la pause soit « moins efficace », mais ils n'ont pas entrepris d'expériences sur ce sujet.

Dans le mémoire de Keith Lucas (46), si les temps d'interruption sont étudiés avec précision, il n'est pas question des temps de passage préalables employés; il est vraisemblable que, comme nous-même dans les expériences rapportées jusqu'ici, l'auteur devait faire précéder les suspensions de courant, de passages d'une durée suffisamment longue pour qu'elle n'ait plus aucune influence sur la préparation neuro-musculaire de grenouille.

Umrath (1924) (52) opère le plus généralement avec un temps de passage préalable égal à 250σ ; cependant, dans une expérience, il a établi deux lois d'interruption sur la même préparation, en laissant constante pour l'une d'elles la somme temps de passage + temps d'interruption; dans ce cas le temps de passage préalable varie obligatoirement avec chaque détermination. La plus petite durée employée est alors de 322σ , c'est-à-dire qu'on est encore bien au-dessus du niveau auquel l'influence du temps se fait sentir. Les différences observées dans ces conditions ne sont pas considérables et ne

paraissent pas sortir des limites de variation d'excitabilité que comportent des expériences sur les interruptions de courant.

Pour étudier l'influence du temps de passage préalable sur le temps d'interruption, il est impossible de s'adresser à l'excitation de fermeture ce qui eût rendu ces recherches singulièrement plus simples et faciles.

En effet, avec un organe aussi rapide que l'ensemble sciatique gastrocnémien de grenouille, l'influence de cette durée de passage préalable de courant ne se fait sentir que pour des valeurs extrêmement petites et inférieures à 0,15 seconde, durée moyenne de contraction du muscle gastrocnémien.

Par conséquent, en étudiant la fermeture dans nos conditions habituelles d'expériences, avec un temps de passage préalable inférieur à 0,15 seconde, l'excitation de 2^e fermeture, correspondant au rétablissement du courant qui suit l'interruption, (celle qui seule nous intéresse ici) se produirait avant que la secousse due à la première fermeture soit terminée, se superposerait à elle et serait impossible à observer.

On pourrait imaginer un artifice quelconque dans le montage du circuit tel que cette première secousse n'ait pas lieu : par exemple faire un premier établissement progressif inefficace etc..., mais ce serait introduire une inconnue de plus dans le problème déjà assez complexe de l'excitation par interruption de courant, puisque nous ferions varier à la fois : et la durée de passage préalable, et les conditions d'établissement du courant précédant l'interruption.

En ce qui concerne l'excitation de fermeture, nous nous sommes bornée à vérifier si comme nous le supposions, il n'y avait pas de modifications réelles dans la valeur de la constante θ , pour des temps de passage préalable très longs, mais variant dans le rapport de 1 à 10, ici 1 seconde et 10 secondes. C'est l'expérience suivante :

Expérience du 8 Avril 1924.

Rana fusca — Sciatique gastrocnémien gauche.
Excitateur en ébonite. Rhéotome de Weiss.

Temps de passage préalable	Constante Θ
1 seconde	3,72 σ
10 secondes	3,88 σ

Il était donc tout indiqué de préciser ce point de nos recherches en s'adressant à l'excitation d'ouverture, car dans ce cas la première secousse observée est précisément celle sur laquelle porte l'expérience, puisqu'elle correspond à la rupture du courant précédant l'interruption.

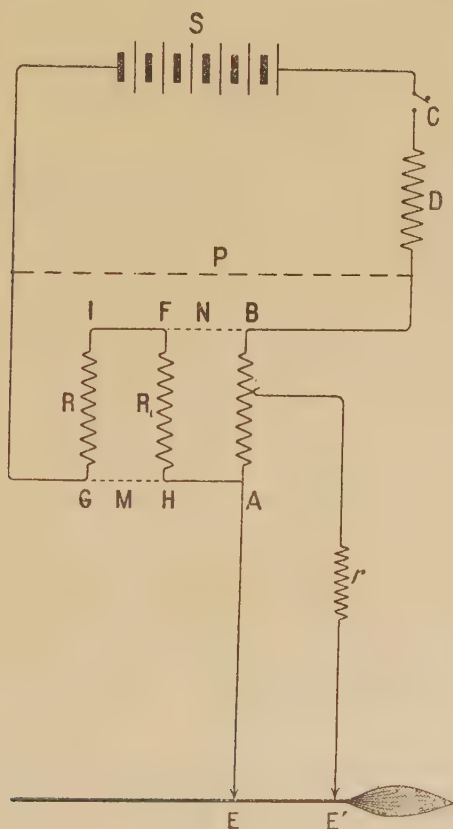


Fig. 16.

Pour mesurer avec précision le temps de passage préalable, nous avons modifié notre circuit de la manière suivante :

Un contact P de résistance pratiquement nulle (0,1 ohm) mobile sur le pendule de Keith Lucas, court-circuite les accumulateurs et la résistance D.

La clef C, normalement ouverte, est fermée à la main au moment de la détermination. Tant que le contact P reste fermé il ne passe aucun courant dans le tissu en expérience.

On place ce court-circuit sur le trajet parcouru par le pendule, de manière que, la clef C étant fermée, dans son mouvement il ouvre les contacts dans l'ordre suivant : d'abord P, ensuite M, enfin N. Lorsque P est ouvert, le courant passe dans la préparation jusqu'au moment où il est interrompu par l'ouverture de M. Ce temps est facilement mesurable d'après l'espace parcouru par le pendule sur le limbe divisé, entre la mise en jeu successive de P et de M.

Tout d'abord, comme pour l'excitation de fermeture, nous avons vérifié que, pour des temps de passage préalable relativement longs (0.145 seconde et 1 seconde), la constante est inchangée.

Expérience du 8 Juin 1925.

Rana esculenta ♀. — Sciatique gastrocnémien gauche. Chambre à excitation en paraffine. — Électrodes d'argent chloruré.

Temps de passage préalable	Constante ©
1 seconde	0,535 σ
0, 145 »	0,540 σ

Expérience du 9 Juillet 1925.

Rana fusca ♀. — Sciatique gastrocnémien gauche. Même dispositif expérimental.

Temps de passage préalable	Constante ©
1 seconde	0,79 σ
0, 145 »	0,79 σ

Après nous être ainsi assurée que les temps de passage préalables relativement longs, 1 seconde et 0,145 seconde, étaient sans influence sur la valeur trouvée pour la constante Θ , nous avons abordé l'étude des temps de passage préalables beaucoup plus courts, dans l'espèce, nous avons choisi en particulier 3,66 σ et 7,65 σ . Ce sont les expériences suivantes :

Expérience du 9 Juin 1925.

Rana esculenta ♀. — Patte droite.

Le dispositif est le même que dans les expériences précédentes.

Température 24° centigrades.

Temps de passage préalable	Constante Θ	Rapport
1 seconde	0,57 σ	
145 σ	0,57 σ	
3,66 σ	> 0,75 σ	> 1,33

Expérience du 24 Juin 1925.

Rana esculenta ♀. — Patte gauche.

Mêmes conditions expérimentales.

Temps de passage préalable	Constante Θ	Rapport
145 σ	0,78 - 0,79 σ	
3,66 σ	1,44 σ	1,82

Expérience du 30 Juin 1925.

Même dispositif expérimental.

Rana fusca ♀.

Temps de passage préalable	Constante Θ	Rapport
145 σ	0,72 σ	Rapport
3,66 σ	1,65 σ	2,28

Expérience du 8 Juillet 1925.

Rana fusca ♀. — Sciatique droit.

Même dispositif expérimental.

Température 23° centigrades.

Temps de passage préalable	Constante [⊙]	Rapport
145 σ	0,86 σ	
3,66 σ	> 1,29 σ	> 1,50

Expérience du 10 Juillet 1925.

Rana esculenta ♀. — Sciatique gauche.

Temps de passage préalable	Constante [⊙]	Rapport
1 seconde	0,86 σ	
3,66 σ	0,50 σ	1,6

Expérience du 25 Mai 1925 :

Même dispositif expérimental.

Rana fusca ♀. — Sciatique droit.

Temps de passage préalable	Constante [⊙]	Rapport
145 σ	0,86 σ	
7,65 σ	1,07 σ	1,24

Expérience du 2 Juin 1924.

Même dispositif expérimental.

Rana fusca ♀. — Sciatique gauche.

Temps de passage préalable	Constante [⊙]	Rapport
145 σ	0,76 σ	
7,65 σ	1,14 σ	1,48

dans le tableau résumé ci-après, les temps de passage
préalables et les constantes [⊙] sont exprimés en secondes
10⁻³.

Expériences	Temps de passage préalable	Constante Θ	Rapport
9 Juin 1925	145	0,57	$> 1,33$
	3,66	0,75	
24 Juin 1925	145	0,79	1,82
	3,66	1,44	
30 Juin 1925	145	0,72	2,28
	3,66	1,65	
8 Juillet 1925	145	0,86	$> 1,50$
	3,66	1,29	
10 Juillet 1925	1000	0,50	1,60
	3,66	0,86	
25 Mai 1925	145	0,86	1,24
	7,65	1,07	
2 Juin 1925	145	0,72	1,48
	7,65	1,07	

L'influence du temps de passage préalable sur la valeur de la constante Θ est nettement mise en évidence dans la série des expériences ci-dessus, on peut même, au point de vue quantitatif, en déduire deux premières indications extrêmement intéressantes :

1° Si les temps de passage préalable sont relativement longs (ici supérieurs à 0,15 seconde environ), leurs variations sont sans influence sur la valeur de la constante Θ déterminée avec ces temps de passage préalable variables.

2° Avec des temps de passage préalable très courts (3,66 σ et 7,65 σ), nos expériences montrent que Θ est d'autant plus grand que la durée de passage préalable du courant est plus courte; par conséquent, au-dessous d'un certain temps que pour des raisons théoriques nous

pensons être le temps utile de passage de courant pour l'excitation d'ouverture, à mesure que le temps de passage préalable diminue, la valeur correspondante de Θ augmente.

Il semble que pour l'excitation d'ouverture, on puisse en quelque sorte compenser la durée de passage préalable du courant par un allongement du temps d'interruption.

Cette question d'une haute portée théorique mériterait d'être l'objet d'une étude spéciale et approfondie. Il faudrait en particulier établir la relation quantitative exacte qui relie les temps de passage préalable aux temps d'interruptions liminaires, faire des lois entières d'interruption avec des temps de passage préalable variés, enfin s'adresser à des tissus lents pour lesquels les durées efficaces sont plus maniables puisque plus longues, ce qui permettrait de les graduer avec plus de précision.

Nous sommes convaincue que s'ouvre là une voie de recherches qui présente il est vrai de grandes difficultés techniques, mais qui pourrait être extrêmement féconde.

ESSAI D'INTERPRETATION

Les recherches expérimentales qui précèdent sur l'excitation des tissus par interruption de courant, permettent de mettre en évidence un certain nombre de résultats.

Ces faits expérimentaux se rattachent-ils directement à la série des travaux apportés jusqu'ici par les électrophysiologistes ? Confirment-ils les théories récentes sur l'excitation électrique ?

Pour répondre à ces deux questions il nous paraît indispensable de résumer dans ses grandes lignes la théorie de l'excitation électrique, comment elle a été posée, quelles modifications ont dû être apportées à sa forme première pour qu'elle traduise les résultats expérimentaux. Nous insisterons plus particulièrement sur la dernière hypothèse de L. Lapicque dans laquelle l'auteur rattache toute excitation à une modification dans les colloïdes du tissu, c'est-à-dire dans sa substance même.

Nous verrons comment les résultats concernant l'excitation de 2^e fermeture, celle obtenue après interruption, ne peuvent s'expliquer qu'en s'appuyant sur ces considérations.

Faisons tout de suite remarquer que l'interprétation possible des résultats que nous apportons n'est pas la même, suivant qu'il s'agit de l'excitation de fermeture qui suit l'interruption, ou de celle d'ouverture qui précède cette interruption. Nous serons amenée à envisager ces résultats sous deux points de vue tout-à-fait différents, car ils nous semblent se rapporter à deux processus distincts. Nous en discuterons donc dans deux chapitres séparés.

Il est aujourd'hui établi que l'excitation d'un tissu vivant obtenue par le passage d'un courant électrique est liée à des déplacements, à des transports d'ions, ce tissu étant ainsi le siège d'une polarisation et pouvant, à ce point de vue, être assimilé à un simple conducteur électrolytique. Il convient ici, comme l'a fait Lapicque, « d'appeler excitation l'état particulier du nerf ou du muscle qui se manifeste à nos sens par une réponse de l'organe observé, réponse dont la plus petite valeur visible est ce qui a été désigné sous le nom de seuil ». Le terme de « stimulus » sera réservé à l'action du courant électrique, l'expression d'excitation électrique devant être écartée pour éviter toute confusion.

Cette polarisation, considérée comme origine de l'excitation sous l'influence du courant électrique, dont l'idée première revient à Nernst, ne saurait être admise aujourd'hui sous la forme où son auteur l'avait présentée.

NERNST (48) considérait la polarisation comme se produisant au niveau de membranes semi-perméables cloisonnant le nerf; membranes transversales hypothétiques, où sous l'influence du courant électrique s'accumulent les ions. La diffusion agirait seule en sens inverse et tendrait à disperser les ions accumulés pendant le passage du courant.

Mais de telles membranes transversales n'ont jamais existé dans les nerfs, de plus la formule de Nernst ne peut pas rendre compte de tous les faits expérimentaux; elle ne les traduit avec exactitude que pour les temps courts.

Le passage d'un courant électrique dans un nerf y détermine bien, en effet, l'établissement d'une polarisation qui si elle n'est pas la cause directe de l'excitation, lui est certainement étroitement liée, en ce sens qu'elle y déclenche la perturbation colloïdale, origine de l'excitation d'après Lapicque. Cette polarisation longitudinale se produit au niveau du point d'application de l'électrode active au contact de la gaine myélinique fai-

blement conductrice, et du cylindraxe relativement bon conducteur. C'est l'ancienne conception du conducteur à noyau de Matteucci.

Cette polarisation longitudinale se propage le long de la fibre et tend à diminuer sous l'influence de la diffusion et de la répulsion électrostatique.

Or, dans le cas de stimulus électrique appliqué au nerf, considéré alors comme un conducteur à noyau, la distance des électrodes est de 1,5 à 2 cm, et dans le segment interpolaire il y a interférence des polarisations anodique et cathodique.

Pour une longueur donnée de segment interpolaire, la polarisation devra donc nécessairement s'annuler à une distance finie des électrodes : distance qui dépend du rapport des vitesses respectives de diffusion des ions + et des ions —, après un temps de passage de courant, qui, lui, est en relation avec leur vitesse absolue de propagation (H. Cardot et H. Laugier) (6).

La polarisation du nerf ne pourra donc croître indéfiniment, elle tend vers un maximum.

On admet donc aujourd'hui que le passage d'un courant électrique dans un nerf y développe, dans la région de l'électrode, une polarisation à la surface de séparation de deux phases inégalement conductrices (cylindraxe et gaine). D'après Nernst, les sels (nous pensons plutôt à des ions) s'accumulant sous l'influence du courant électrique, sont d'autre part dispersés par la diffusion.

La loi formulée par Nernst est celle-ci :

La polarisation à la membrane (pour l'auteur), croît selon la formule :

$$m i \sqrt{t}$$

où i est l'intensité du courant excitant,

t le temps de passage,

m une constante.

Il y aura excitation quand la polarisation aura atteint une valeur donnée L , c'est-à-dire quand

$$m i \sqrt{t} = L$$

Pour que cette valeur soit obtenue dans un temps t , il faut que :

$$i = \frac{L}{m \sqrt{t}}, \quad \text{or } \frac{L}{m} = \text{constante},$$

donc :

$$i = \frac{k}{\sqrt{t}}$$

D'après cette formule, quand on prend des ondes de durées croissantes, l'intensité liminaire décroît indéfiniment. La théorie de Nernst ne rend donc pas compte de l'existence du seuil fondamental d'intensité au-dessous duquel il n'y a jamais d'excitation : elle ne tient pas compte de la rhéobase.

En effet, la loi de Nernst ne se confond avec la loi expérimentale que pour les très courts passages de courant. Nernst avait d'ailleurs reconnu lui-même cette divergence entre les données expérimentales et celles obtenues par sa formule pour les temps longs; c'est pourquoi il fait intervenir une accommodation de la membrane sous l'influence du passage prolongé d'un courant, accommodation se produisant de telle sorte que l'excitation s'établit de plus en plus difficilement dans le nerf.

Déjà G. WEISS (53) dès le début de ses recherches sur l'excitation électrique écrivait : « Tout se passe
« comme s'il fallait pour exciter un nerf, une quantité
« constante d'électricité, mais qu'il faille en plus com-
« battre sans cesse un processus de retour à l'état pre-
« mier ».

Cette conception d'un processus de retour à l'état premier, phénomène antagoniste dépendant du tissu en

expérience, proportionnel au temps de passage du courant, qui traduisait bien l'existence du seuil fondamental d'intensité (rhéobase) ne rend pas compte des faits expérimentaux en ce qui concerne les courants lentement croissants.

LAPICQUE conçoit le phénomène antagoniste sous une toute autre forme : le passage d'un courant électrique dans un tissu excitable y développe deux phénomènes inverses : l'un qui détermine l'excitation, l'autre, en sens opposé, luttant à chaque instant contre le premier et qui ne saurait dépendre uniquement du temps écoulé depuis la fermeture du courant, comme le pensait Weiss. Il dépend de l'excitant lui-même, du courant électrique qui lui a donné naissance et c'est de ce point de vue que l'on peut rapprocher l'accommodation assez vague de Nernst de la conception de Lapicque. Le phénomène antagoniste doit être en relation avec le niveau atteint à chaque instant par la perturbation excitante. « Le courant excitant s'il n'agit pendant un temps très court, « relève devant lui le seuil qu'il doit franchir ».

Plus récemment (1927) Miguel Ozorio de Almeida (49) dans sa « théorie de l'excitation électrique des nerfs et des muscles » réunissant les deux concepts que nous venons de résumer, s'exprime ainsi : « deux phénomènes « opposés se développent dans le nerf sous l'influence du « courant électrique, l'un proportionnel à l'intensité du « courant, et l'autre, en sens contraire proportionnel à « la grandeur de la perturbation produite et au temps « écoulé depuis le début ».

Nous signalons au passage cette théorie; il y a eu d'ailleurs à ce sujet entre MM. Lapicque et Ozorio de Almeida une discussion verbale (Académie des Sciences de Rio de Janeiro) à la suite de laquelle l'auteur a apporté une correction à sa formule. Bien que rien n'ait été publié, Monsieur Lapicque, après nous en avoir donné connaissance, nous a autorisée à y faire ainsi allusion.

L. Lapicque avait admis tout d'abord (1908) (20)

que l'excitation dépendait non pas de la valeur de la polarisation en un point, comme le voulait Nernst, « mais « de la différence de la valeur de la perturbation considérée au même instant en deux points séparés suivant l'axe longitudinal du nerf par une distance donnée ».

Ainsi modifiée, la loi traduisait assez fidèlement les faits dans le cas de certains tissus lents et avec des ondes rectangulaires. Cependant elle ne s'accordait qu'imparfaitement avec l'expérience pour les tissus rapides et ne rendait pas compte de l'inefficacité des courants lentement croissants.

Après une série d'expériences sur un appareil hydraulique, l'auteur est arrivé alors à formuler une hypothèse (22) (23) qui rend compte avec une remarquable exactitude des faits expérimentaux obtenus sur les nerfs par des passages de courant de formes les plus variées. Dans son mémoire de 1909, il admet que l'excitation dépend « du rapport des concentrations ioniques, d'une « part à l'interface où la polarisation prend naissance, « d'autre part à une distance finie où la perturbation « ionique s'est étendue par diffusion ».

Si C est la concentration du nerf au repos, l'excitation aura lieu quand le rapport :

$$\frac{C + c_0}{C + c_n}$$

aura une certaine valeur R .

c_0 et c_n étant les accroissements de concentration au bout du temps t à distance O et N de l'électrode.

Dans le cas de stimulus par interruption de courant, lorsqu'après une suspension temporaire de courant, on le rétablit à nouveau, il faudrait que ce rapport puisse après cette 2^e fermeture, reprendre la même valeur R pour provoquer l'excitation. Au moment de la 2^e fermeture, la concentration dont on partirait alors ne serait pas une concentration uniforme C en tous les points du nerf, comme elle l'était au début; mais on aurait en N

une concentration $C_n > C$ et au point 0 une concentration $C_0 > C$. Pour que la concentration reprenne sa valeur initiale du début C , il faudrait que le temps ait été suffisamment prolongé, de manière à ce que le tissu ait repris son premier équilibre ; la 2^e fermeture agit alors comme une 1^e fermeture, l'interruption qui la précède pouvant être considérée comme infinie. Ceci se produira lorsque la durée de suspension du courant sera supérieure au temps utile d'interruption.

Les temps d'interruption utilisés dans ce travail sont justement toujours inférieurs à cette durée ; lorsque la 2^e fermeture se produira en O et en N, il persistera un certain niveau de polarisation qu'il serait intéressant de connaître.

MILLNER (47) a étudié le développement de la polarisation sur un terrain purement physique, pile à nitrate d'argent. Il a pu donner une formule mathématique qui permet d'établir la courbe de polarisation et de dépolarisation avec des passages et des interruptions rectangulaires de courant dont on fait varier la durée :



Fig. 17.

Soit un passage de courant suivi d'une interruption.
 i est l'intensité de ce courant
 t_1 le temps pendant lequel il est passé dans le tissu avant l'interruption.

La valeur de la polarisation à ce moment est :

$$P = \alpha i \sqrt{t_1}$$

Si t est le temps écoulé depuis le début jusqu'au mo-

ment où on referme le courant, la polarisation P' au temps t est donnée par la formule :

$$P' = \alpha i (\sqrt{t} - \sqrt{t-t_1})$$

où α est une constante qui dépend de la vitesse de diffusion des ions considérés et de la température.

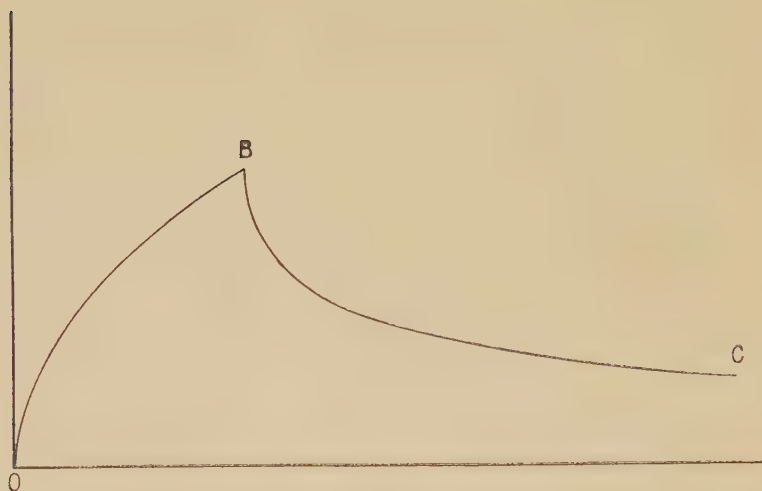


Fig. 18.

La formule de Millner, très exacte pour le cas physique bien défini où il s'est placé, peut sans doute être, en première approximation appliquée à notre cas physiologique; elle nous permet en effet de suivre assez exactement la dépolarisation au point 0, pendant l'interruption du courant.

Nous n'avons pas de données expérimentales sur les différentes valeurs de C_n (perturbation à une distance N de la membrane) pendant la dépolarisation, aux divers moments qui suivent la rupture du courant; il est par conséquent impossible de savoir quelle est la nouvelle concentration C_n au point N après un temps d'interruption donné.

En effet si on connaissait la marche de la dépolarisation en N pendant la suspension du courant, il serait intéressant de calculer quelles devraient être les valeurs prises par Cn et Co au moment du rétablissement du courant pour que, sous l'influence d'un nouveau passage, le rapport étudié passe de nouveau par la valeur R excitante. Peut-être à défaut de calcul pourrait-on faire des déterminations sur un appareil hydraulique. Des valeurs trouvées pour Co et Cn, on déduirait alors les temps d'interruption correspondants pour les comparer aux valeurs de ce même temps déterminées expérimentalement. Mais nous savons aujourd'hui que cette comparaison, pour intéressante qu'elle soit, n'expliquerait qu'imparfaitement les faits observés.

Lapicque a rattaché l'excitation, non pas directement à la polarisation s'établissant dans le tissu sous le passage d'un courant, mais à une perturbation d'origine colloïdale à laquelle la perturbation ionique donnerait naissance. Cette perturbation colloïdale dépend étroitement des propriétés des tissus considérés et traduit les énormes différences dans les vites-ses d'excitabilité observées sur les tissus vivants.

Lapicque fait observer que la vitesse d'établissement et de dissipation de la perturbation ionique dans une solution d'électrolytes ne saurait en effet différer sensiblement d'un tissu à un autre; elle est sous la dépendance étroite de la diffusion qui, dans le cas des électrolytes, varie peu avec les modifications de viscosité des gliodes constituant les tissus.

Les anciennes recherches de L. & M. Lapicque (38), qui ont trouvé une nouvelle confirmation dans les récents travaux de M. Lapicque & M. Nattan-Larrier (43) (44), indiquent nettement que « les caractéristiques chronologiques » des tissus excitables reposent essentiellement sur leurs propriétés colloïdales. La polarisation n'est alors qu'un phénomène interposé entre le courant électrique, stimulus, et l'excitation, elle, étroitement liée à des variations colloïdales du tissu.

Enfin le phénomène antagoniste est aussi d'origine

colloïdale, puisque sa relation avec la chronaxie ne saurait être mise en doute.

Ceci posé, il convient maintenant d'examiner comment il est possible d'interpréter de ce nouveau point de vue, les résultats obtenus avec les interruptions de courant en ce qui concerne :

1° Excitation de Deuxième Fermeture

Lorsqu'on cherche à déterminer la constante θ (excitation de 2° fermeture, interruption) pour la comparer à la chronaxie, comme on l'a vu dans les expériences relatées pages 40 et suivantes, il faut avec une intensité égale au double de la rhéobase 2b, faire un temps de passage préalable très long. Dans ces conditions l'état d'excitation qui a atteint le seuil au bout du temps τ le dépasse largement; mais le phénomène antagoniste, d'abord faible dans les premiers temps de passage du courant, s'est développé progressivement à tel point que l'excitation, après être passée par un maximum et avoir dépassé le seuil, diminue peu à peu et tend vers 0 sous l'influence du phénomène antagoniste de plus en plus puissant. Celui-ci doit cependant lutter constamment contre des conditions d'excitation que le courant électrique tend toujours à établir dans le nerf pendant son passage.

L'état d'excitation du nerf représente à chaque instant la résultante de deux actions en sens inverse où l'action opposée à l'excitation prédomine au moment de la rupture du courant. Ceci pendant que, si le nerf suivait exactement la loi de Millner, la polarisation continuerait à croître indéfiniment. Cette polarisation du tissu soumis à un passage prolongé de courant constant tend, comme on sait, vers un maximum sous l'influence de l'interférence des polarisations anodique et cathodique.

Après un passage de courant suffisamment long, l'état d'excitation sera vraisemblablement voisin de 0 et le phénomène antagoniste maintenu à un niveau élevé. Si à ce moment on interrompt le courant excitant, on peut admettre qu'en première approximation, la dépolarisation

se poursuit selon la loi de Millner. Le phénomène antagoniste, qui au moment de l'établissement se produit, dit Lapicque, avec un retard qui lui est propre, doit vraisemblablement au moment de la rupture, présenter également un retard caractéristique et par conséquent se dissiper moins rapidement que la polarisation elle-même.

Les lois de Millner nous ont montré que la dépolarisation après rupture du courant se fait plus lentement que la polarisation ne s'est édifiée pendant le passage de ce même courant. Mais cette lenteur de dépolarisation ne saurait suffire à elle seule à expliquer les faits observés. Les temps d'interruption déterminés expérimentalement sont bien supérieurs à ceux qu'on obtiendrait si, comme pour l'excitation d'ouverture, la loi de Millner intervenait seule dans ce cas. Ceci n'est pas pour nous surprendre dans l'excitation de fermeture

Dans ces conditions, avec une intensité excitante $2b$, il faudra faire une interruption suffisamment longue pour qu'une nouvelle fermeture n'ait pas à lutter contre un phénomène antagoniste encore assez puissant pour empêcher l'excitation de se produire sous l'intensité choisie. C'est ce qui explique pourquoi les temps d'interruption liminaires sont relativement longs, beaucoup plus élevés que les temps de passage.

Si l'on considère la loi d'excitation par interruption de courant, l'intensité excitante, comme on l'a vu, augmente à mesure que le temps d'interruption diminue. En effet si l'interruption est de plus courte durée, lorsque la deuxième fermeture se produira, le phénomène antagoniste aura une valeur plus élevée et il faudra une intensité plus forte pour obtenir une nouvelle excitation de fermeture.

Ces résultats ne sont nullement en désaccord avec les récentes expériences publiées par I. Lapicque, et H. Laugier (30 (41)) ; ces auteurs, avec une intensité égale à la rhéobase, font une interruption rectangulaire dans un passage de courant dont la durée est exactement égale au temps utile ; ils constatent une économie réelle sur l'intensité liminaire qui descend légèrement au-dessous de la

rhéobase. Lapique admet que, dans ces conditions expérimentales bien définies, lorsqu'on interrompt le courant la perturbation ionique et le phénomène antagoniste décroissent plus rapidement que la perturbation coloïdale, cause directe de l'excitation. Quand on referme le courant la perturbation ionique et le phénomène antagoniste sont presque revenus à 0; à ce moment il persiste encore dans le tissu un résidu d'excitation auquel s'ajoutera l'excitation produite par la nouvelle fermeture suivie du nouveau passage de courant. Le seuil pourra alors être atteint avec une intensité plus faible que si le courant n'avait pas été interrompu.

Dans ces expériences, la lacune se trouvait dans le passage du courant destiné à produire la première excitation de fermeture, alors que dans les nôtres, elle était pratiquée postérieurement à cette première excitation et très loin d'elle. Cette différence dans la position relative de la lacune et de cette première excitation de fermeture, pose le problème sous deux aspects tout-à-fait différents, car une lacune introduite dans un passage de courant rectangulaire modifie toujours les conditions d'apparition de la secousse de fermeture qui la suit.

La lacune pratiquée à l'intérieur d'une onde rectangulaire dont la durée totale est celle du temps utile se produit à un moment où l'état d'excitation du nerf est dans sa phase ascendante : le seuil n'a pas encore été atteint.

Dans nos interruptions de courant, la première excitation a eu lieu, (on le constate par l'observation); mais, comme le passage de courant a été prolongé avant sa suspension, l'état d'excitation du nerf a eu le temps de parcourir son cycle complet : phase ascendante, maximum, phase descendante. Il y a tout lieu d'admettre que le phénomène antagoniste s'est au contraire développé et se maintient à un niveau élevé, sous l'influence du courant qui continue à passer.

La constante établie pour les lois d'interruption semble bien caractériser le phénomène antagoniste en ce qui concerne sa décroissance dans le temps. S'il est vraiment

d'origine colloïdale, il traduira fatalement, comme la chronaxie elle-même, les propriétés chronologiques du tissu considéré. C'est précisément ce qui résulte de notre étude, étendue aux tissus lents; la constante θ présente en effet une valeur d'autant plus élevée qu'elle a été déterminée sur des tissus à rapidité fonctionnelle moins grande.

On se rappelle que dans la loi expérimentale correspondant aux interruptions de courant (excitation de 2^e fermeture), la courbe se rapproche beaucoup plus lentement de l'asymptote horizontale ayant pour ordonnée la rhéobase, que dans la loi expérimentale d'excitation par passage de courant; d'autre part l'expérience nous a également montré que le temps utile d'interruption est égal à environ 300 fois la constante θ , tandis que le temps utile égale 10 fois seulement la chronaxie. Les deux lois sont très voisines dans leur première portion, mais non superposables, et se séparent nettement dans la région des temps longs.

En effet, sauf dans les tous premiers instants où le phénomène antagoniste est nul ou excessivement faible, durant le passage du courant la loi d'excitation ne traduit pas uniquement les variations dans le temps de la perturbation coloïdale, origine de l'excitation; elle exprime en réalité la résultante de deux phénomènes de sens inverse : perturbation excitante, phénomène antagoniste. Pendant l'interruption au contraire, le phénomène antagoniste, en voie de décroissance, intervient seul. On a vu par la loi d'interruption que cette décroissance se poursuit extrêmement lentement.

2^e Excitation d'Ouverture

Pendant le passage du courant les ions négatifs s'accumulent dans la région de l'anode et les ions positifs à la cathode. C'est cette accumulation d'ions chargés positivement au niveau de la cathode qui, on le sait, est la cause indirecte de l'excitation de fermeture.

Mais au moment où on interrompt le courant exci-

tant, les variations de concentration produites par son passage tendent à disparaître : c'est la dépolariisation, dépolariisation qui détermine un afflux d'ions positifs à l'anode, c'est-à-dire une perturbation ionique comparable à celle produite à la cathode pendant le passage du courant. On peut donc rapporter l'excitation d'ouverture (qui est toujours anodique), à une perturbation ionique, la même au point de vue qualitatif que celle provoquant l'excitation de fermeture.

On peut admettre, en première approximation, que

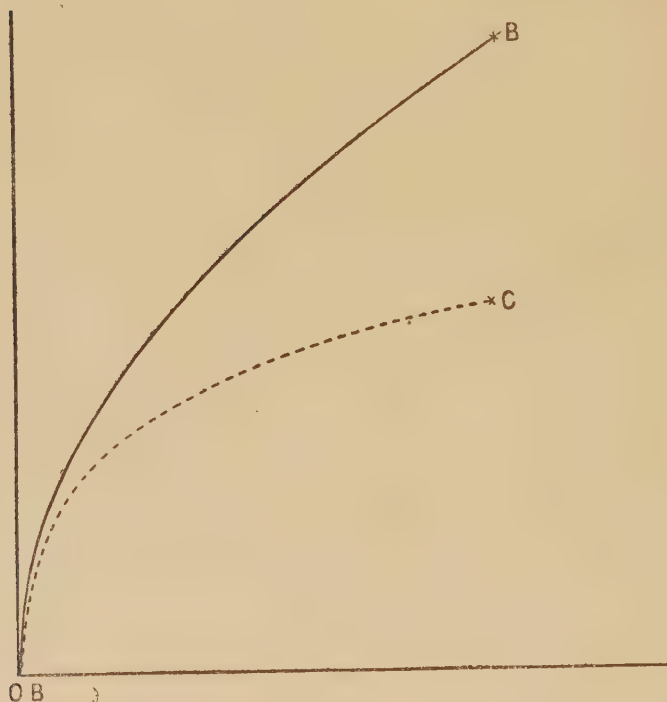


Fig. 19.

variation de

Forme de la concentration ionique :

—— à la cathode pendant le passage d'un courant constant (courbe OB),

..... à l'anode après la rupture du courant, (courbe BC).

Ces deux dernières courbes sont établies d'après la formule de Millner, la courbe BC a été redressée et rapportée à l'origine.

sous l'influence du courant électrique, les actions aux deux pôles sont symétriques. La loi de Millner, on se le rappelle, rend compte du phénomène de polarisation et dépolarisation pendant les passages et les interruptions de courant. On en peut par conséquent déduire la vitesse de la dépolarisation à l'anode pendant la suspension du courant, c'est-à-dire celle du phénomène qui y détermine une excitation d'ouverture.

Cette loi indique que la polarisation pendant l'interruption du courant se dissipe plus lentement qu'elle ne s'est établie. Autrement dit, la disparition de la polarisation anodique, lorsque le courant est interrompu, se poursuit moins rapidement que l'établissement de la polarisation cathodique pendant le passage du courant.

Ce rapprochement permet de donner une première explication simple des valeurs chronologiques déterminées expérimentalement pour la loi d'interruption sur l'ouverture.

En effet on peut dans une certaine mesure comparer les temps d'interruption pour l'ouverture aux temps de passage pour la fermeture.

Les faits expérimentaux justifient cette interprétation :

1° A part une notable différence dans le rapport

$$\frac{\text{temps utile}}{\text{constante de temps}}$$

plus grand dans la loi d'interruption, les deux lois d'excitation présentent, tout au moins pour les temps courts, une similitude frappante : même forme, valeurs absolues à considérer très voisines.

2° Nous venons de dire que les temps d'interruption dans leurs valeurs absolues se rapprochent beaucoup des temps de passage. Ils leur restent cependant toujours un peu supérieurs : c'est ce qui traduit que la dépolarisation à l'anode, après la rupture du courant, se poursuit avec une vitesse un peu moindre que l'établissement de la polarisation à la cathode pendant le passage du courant.

La valeur moyenne de la constante Θ caractérisant la loi d'interruption pour l'ouverture, est on se le rappelle de 0,42 σ , alors que la chronaxie est de 0,25 à 0,30 σ sur la grenouille. Les valeurs respectives de la constante Θ et de la chronaxie τ sont dans le même rapport sur les tissus lents.

Le fait que la constante Θ est supérieure à la chronaxie étant rattaché au ralentissement de la perturbation excitante à l'anode, il fallait essayer de vérifier cette hypothèse, chercher en particulier si les valeurs des temps liminaires avec une intensité double de celle correspondant à un temps de passage prolongé (*) étaient influencées par un ralentissement apporté à l'établissement de la perturbation ionique qui déclanche l'excitation de fermeture.

C'est ce que nous avons étudié dans les expériences suivantes :

La polarisation s'établit d'autant plus rapidement dans un nerf que le courant y est fermé plus brusquement; le maximum de rapidité correspondra à une excitation par ondes électriques rectangulaires, c'est-à-dire par un courant dont l'établissement est presque instantané dans nos circuits d'excitation dépourvus de self.

Tout ralentissement dans l'établissement du courant aura donc une répercussion sur la durée correspondante d'établissement de la polarisation et en général sur tous les phénomènes collaborant à l'excitation dans le nerf.

Afin d'obtenir des établissements plus ou moins lents, nous avons adopté le dispositif suivant employé par L. Lapique (1909) (24), puis H. Laugier (45). Il consiste essentiellement à placer, dans un circuit ordi-

(*) Il serait impropre d'employer ici les termes de rhéobase et de chronaxie qui ont une définition précise et correspondent à des courants à début brusque. Lorsque nous voudrions désigner le voltage qui, dans chaque cas, correspond à un courant de durée infinie, nous le désignerons sous le nom de seuil minimum.

naire d'excitation, un condensateur à capacité variable en dérivation sur les électrodes et la préparation. On peut utiliser le montage du pistolet de Weiss, le condensateur étant placé en C (fig. 20).

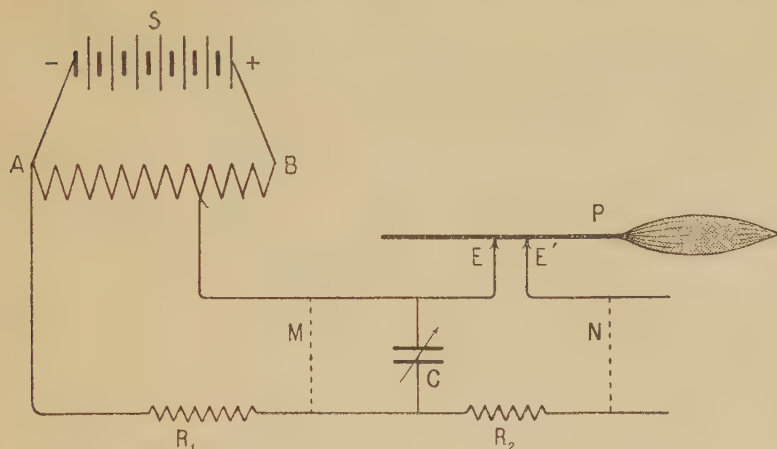


Fig. 20.

Tant que N reste fermé et le court-circuit M supprimé, le courant dès le début de son passage charge le condensateur et passe dans la préparations sous une intensité croissant à mesure que le condensateur se charge.

La valeur de l'intensité est donnée à chaque instant par la formule :

$$I = \frac{E}{R + S} \left(1 - e^{-\frac{t}{\frac{RS}{R+S} \cdot C}} \right)$$

E est la force électromotrice utilisée

R la somme des résistances R_1 et R_2

S la somme des résistances des électrodes et de la préparation.

La constante de temps pour l'établissement du courant est

$$\frac{R S}{R + S} C$$

Le courant mettra d'autant plus longtemps à atteindre son régime constant que le terme $\frac{R S}{R + S}$ sera plus grand.

Si au cours d'une expérience R et S restent constants, le courant sera d'autant plus ralenti que le condensateur choisi aura une capacité plus élevée.

Expérience du 26 Juin 1922.

$R_1 = 7\,000$ ohms $R_2 = 240\,000$ ohms.

Electrodes impolarisables (Ag, Ag Cl, Na Cl) en verre rouge de L. Lapique.

Capacités en farad 10^{-6}	Voltages en volt 10^{-2}	Temps correspondant au double du seuil minimum en seconde 10^{-3}
0.	23.	0.30
0.01	25.	0.54
0.02	29.	0.58
0.05	36.	0.82
0.10	43.5	1.06
0.20	55.5	1.32
0.50	89.	1.54
0.75	112.	1.70
1.00	114.	1.82

avant l'expérience : $0,28\sigma$ - $0,32\sigma$
 Chronaxie
 après . — $0,32\sigma$

Expérience du 23 Janvier 1923.

Mêmes résistances expérimentales; mêmes conditions que pour l'expérience précédente. La seule différence consiste dans l'emploi de condensateurs de capacité plus grande; les établissements de courant sont donc extrêmement retardés.

La préparation, placée dans la chambre à excitation de H. Laugier, repose sur deux électrodes d'argent chloruré.

Pendule de Keith Lucas.

Capacités en farad 10^{-6}	Voltages en volt	Temps correspondant au double du seuil minimum en seconde 10^{-3}
0	0.45	2.25
2	1.40	21.
4	1, 87	33.
6	2.50	46.
12	3.30	55.

Même préparation après séjour de 2 h. 30 dans la solution de Ringer.

0	1.	2.25
2	2.40	17.
6	3.60	43.
14	4.70	52.

Avec 26 microfarads, la réponse se produit avec un temps perdu de plusieurs secondes et on observe la dissociation caractéristique des secousses déjà signalée par H. Laugier pour la secousse d'ouverture, à propos des courants à ouverture exponentielle.

Ces expériences montrent l'influence d'un ralentissement dans l'établissement d'un courant sur le temps de passage nécessaire pour obtenir une excitation de fermeture, que le temps étudié corresponde à la chronaxie ou au temps utile.

Les résultats expérimentaux sont conformes à ce qu'on pouvait prévoir : plus le ralentissement apporté dans l'établissement du courant est grand, plus le temps de passage liminaire correspondant à l'intensité employée augmente. Quand le courant s'établit plus lentement dans un nerf, la polarisation s'y développe par suite avec moins de rapidité; ce qui a pour conséquence, comme on vient de le voir dans les expériences précédentes, non seulement une élévation de l'intensité excitante (c'est l'inefficacité bien connue des courants lentement croissant), mais encore un allongement des temps de passage limites, que l'intensité choisie soit égale à une ou deux fois le seuil minimum.

Dans l'expérience du 26 juin, étant données les résistances qui entrent en jeu dans le circuit, c'est avec des condensateurs de 0,01 et 0,02 microfarads que les temps passent par les valeurs trouvées pour Θ .

Par conséquent, les temps d'interruption nécessaires pour provoquer l'excitation d'ouverture, toujours légèrement supérieurs aux temps de passage limites pour l'excitation de fermeture, semblent bien correspondre à la dépolarisation ralentie se produisant à l'anode après la rupture du courant.

Pour que l'excitation d'ouverture se produise, il est nécessaire, avons-nous vu, que les modifications ioniques provoquées aux électrodes par le passage du courant, aient atteint une certaine valeur. Le niveau de polarisation pour lequel la rupture du courant est efficace est conditionné à la fois par l'intensité du courant employé et par son temps de passage (H. Cardot et H. Laugier) (2) (45). Or la perturbation ionique déclanche l'excitation de fermeture à un niveau déterminé, on sait que ce

niveau de perturbation est atteint dans le temps utile avec l'intensité rhéobasique.

Pour l'excitation d'ouverture, avec le seuil fondamental d'ouverture comme intensité, la polarisation après avoir atteint la valeur excitante pour la fermeture, continue à croître; lorsqu'elle aura atteint son maximum, la rupture du courant donnera une excitation d'ouverture et le temps de passage correspondant sera alors le temps utile de passage pour l'excitation d'ouverture.

Dans les expériences d'interruption, pour éliminer l'influence du temps passage préalable, il fallait que la polarisation ait atteint son maximum avant l'ouverture du courant. Il était donc indispensable que la durée de passage antérieure utilisée soit sur chaque tissu au moins égale à ce temps utile de passage pour l'ouverture, de manière que les durées de suspension interviennent seules. L'expérience nous a en effet montré que lorsque le temps de passage préalable restait supérieur au temps utile d'ouverture, ses variations étaient sans effet sur les durées d'interruption liminaires. C'est ainsi que nous avons expérimenté pour établir les variations de l'intensité liminaire en fonction des temps d'interruption et déterminer la constante Θ . Il nous a paru néanmoins intéressant de mettre en relief l'influence du temps de passage préalable sur la valeur de la constante Θ .

Rappelons brièvement les résultats expérimentaux:

La détermination de la constante Θ avec un temps de passage préalable très court 3σ à 7σ environ, donne sur un même tissu des valeurs supérieures à celle obtenue avec une durée de passage préalable de 145σ à une seconde et plus.

En effet puisque la dépolarisation origine de l'excitation d'ouverture, part d'un niveau moins élevé, il lui faut, toutes choses égales d'ailleurs, agir pendant un temps plus long pour provoquer une réponse; ceci correspond à l'allongement constaté sur la durée Θ . L'augmentation de Θ est d'autant plus considérable que le temps de passage préalable a été plus court.

Il y a un véritable balancement entre les durées de passage et les durées d'interruption pour la production d'une excitation à la rupture du courant.

En résumé, comme nous l'avons fait observer au début de ce chapitre, il convient en ce qui concerne l'influence de l'interruption dans une onde électrique rectangulaire, de séparer nettement les deux excitations de fermeture et d'ouverture. Nous avons vu en effet que les conditions d'excitation diffèrent complètement suivant la place occupée par la lacune relativement à l'excitation étudiée.

CONCLUSIONS GENERALES

Une interruption rectangulaire pratiquée dans un passage de courant peut, sous certaines conditions, donner naissance à deux excitations :

l'une au début de l'interruption, rupture du courant, *excitation d'ouverture*,

l'autre à la fin de l'interruption, rétablissement du courant, *excitation de 2° fermeture*.

Excitation de 2° fermeture

Les conditions d'apparition de cette excitation sont les suivantes :

1° — L'intensité liminaire augmente d'abord très lentement, puis de plus en plus rapidement à mesure que la durée d'interruption diminue. On peut en première approximation, traduire ces faits par une relation hyperbolique, bien que pour les points extrêmes les chiffres expérimentaux s'écartent systématiquement de l'hyperbole.

Par suite, les quantités d'électricité supprimées dans chaque interruption liminaire croissent à mesure que la durée de suspension du courant augmente. On peut, avec les mêmes réserves que précédemment, traduire les faits par une relation linéaire.

2° — Les temps d'interruption de courant nécessaires pour avoir le seuil de l'excitation, considérés en valeur absolue, sont toujours supérieurs aux temps de passage obtenus dans le cas d'excitation électrique par ondes rectangulaires.

3° — Les lois d'interruption pour la fermeture peuvent être caractérisées par une constante empirique

θ définie comme le temps d'interruption liminaire avec une intensité égale au double de la rhéobase.

4° — Comme la chronaxie, la constante θ est en rapport avec la vitesse fonctionnelle du tissu étudié.

5° — Le temps utile d'interruption est, par rapport à la consante θ beaucoup plus grand que le temps utile de passage par rapport à la chronaxie τ .

6° — La loi d'interruption et la constante θ semblent traduire la disparition du phénomène antogoniste développé dans le tissu pendant le passage du courant.

Excitation d'Ouverture

1° — La relation qui pour l'obtention de l'excitation d'ouverture lie l'intensité au temps d'interruption est assez voisine de celle correspondant aux passages de courant pour la fermeture.

La courbe expérimentale des intensités en fonction des temps d'interruption peut dans sa partie moyenne être rapprochée d'une hyperbole.

Par suite, celle des quantités est approximativement linéaire.

2° — On peut caractériser les lois d'interruption pour l'ouverture par une constante Θ en rapport avec l'excitabilité des tissus.

3° — Le temps utile d'interruption pour l'ouverture est d'environ 100 à 300 fois la constante Θ .

4° — La loi d'interruption paraît traduire la dépolarisation, origine de l'excitation d'ouverture à l'anode.

5° — Les valeurs absolues des temps d'interruption à considérer pour l'ouverture sont très voisines des temps de passage à considérer pour la fermeture, cependant un peu supérieures. On peut attribuer ce fait à ce que, conformément aux lois de Millner, la dépolarisation (perturbation excitante à la rupture de courant), se poursuit plus lentement que la polarisation elle-même (cause de

l'excitation de fermeture) ne s'est établie pendant le passage du courant.

6° — Le raccourcissement de la durée de passage préalable au-dessous de la valeur du temps utile de passage pour l'ouverture a une influence sur la valeur correspondante de Θ , plus cette durée de passage diminue, plus la valeur Θ augmente.

Le niveau de polarisation déterminé par le passage de courant antérieur à l'interruption étant moins élevé, la dépolarisation excitante doit agir plus longtemps pour provoquer le seuil d'excitation.

BIBLIOGRAPHIE

1. BOURGUIGNON. — La chronaxie chez l'homme. Thèse de Sciences, Paris 1923, Masson et Cie.
2. H. CARDOT. — Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et du muscle. Thèse de Sciences, Paris 1913, Masson et Cie.
3. H. CARDOT et H. LAUGIER — Relation entre l'intensité liminaire et la durée de passage du courant pour l'obtention de la secousse d'ouverture. C. R. Soc. Biol., 10 février 1912, tome LXXII, p. 230.
4. H. CARDOT et H. LAUGIER — Relation entre l'intensité liminaire et la durée de passage du courant pour l'obtention de la secousse d'ouverture. J. de Physiol. et de Path. gén., mars 1912, tome XIV, p. 263.
5. H. CARDOT et H. LAUGIER — Localisation des excitations de fermeture dans la méthode dite unipolaire. J. de Physiol. et de Path. gén., mai 1912, tome XIV, p. 476.
6. H. CARDOT et H. LAUGIER. — Influence de l'écartement des électrodes dans les mesures d'excitabilité. C. R. Soc. Biol. 28 mars 1914, tome LXXVI, p. 539.
7. H. CARDOT et H. LAUGIER. — Section thermique des nerfs. J. de Physiol. et de Path. gén. 1919, tome XVIII, p. 486.
8. R. DÉRIAUD et H. LAUGIER. — Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par les interruptions de courant. C. R. Soc. Biol., 8 novembre 1924, tome XCI, p. 1025.
9. R. DÉRIAUD et H. LAUGIER. — Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par des interruptions de courant. Etude de la loi d'excitation. C. R. Soc. Biol., 26 Février 1927, tome XCVI, p. 517.
10. R. DÉRIAUD et H. LAUGIER. — Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par des interruptions de cou-

- rant. Détermination d'une constante de temps. C. R. Soc. Biol., 26 février 1927, tome XCVI, p. 519.
11. ENGELMANN. — Beiträge zur allgemeinen Muskel und Nerven Physiologie. 1870.
 12. ENGELMANN. — I. Ueber die Electriche Erregung der Ureter, mit Bemerkungen über die Electriche Erregung in allgemein. Pflüger's Archiv t. 3, p. 247-326.
 13. FICK. — Beiträge zur Vergl. Physiol. der irritabeln Substanzen. Braunschweig 1863.
 14. GILDEMEISTER et O. WEISS. — Über indireckte Muskelreizung durch Stromstöße und Strompausen. Pflüger's Archiv., für die ges. Physiol. 1909, Band 130, p. 329.
 15. GOTCH et MACDONALD. — Journ. of Physiol., 1896, t. XX, p. 283.
 16. HILL (A. V.) — A new mathematical treatment of Changes of ionic concentration in Muscle and Nerve under the action of electric currents with a theory as to their mode of excitation. Journ. of Physiology, 1910, t. 40, p. 190-224.
 17. HOORWEG (L.). — Recherches sur l'excitabilité des nerfs. Archiv. Teyler 1904, série 2, t. IX, 2^e partie.
 18. L. LAPICQUE. — Recherches sur la loi d'excitation électrique. J. de Physiol. et de Path. gén., 1903, tome V, p. 998.
 19. L. LAPICQUE. — Electrodes au chlorure d'argent. C. R. Soc. Biol., 25 Juillet 1908, tome LXV, p. 213.
 20. L. LAPICQUE. — Sur la théorie de l'excitation électrique. J. de Physiol. et de Path. gén., juillet 1908, tome X, p. 601.
 21. L. LAPICQUE. — Définition expérimentale de l'excitabilité. C. R. Soc Biol. 24 juillet 1909, tome LXVII, p. 280-283.
 22. L. LAPICQUE. — Conditions physiques de l'excitation électrique étudiées sur un modèle hydraulique de la polarisation. J. de Physiol. et de Path. gén., novembre 1909, tome XI :
1^{er} mémoire Théorie et technique, p. 1009.
 23. 2^e mémoire Expériences, p. 1033.
 24. L. LAPICQUE. — Expérience montrant qu'il n'y a pas une durée limite pour l'excitation. J. de Physiol. et de Path. gén., 1908, tome X, p. 624.
 25. L. LAPICQUE. — Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire. Revue Générale des Sciences, février 1910.

26. L. LAPICQUE. — Excitateur pour le sciatique de la grenouille. C. R. Soc. Biol. 15 janvier 1910, tome LXVIII, p. 571.
27. L. LAPICQUE. — Sur la résistance du circuit dans les mesures d'excitabilité. Dispositif de circuit pour les décharges de condensateurs. J. de Physiol. et de Path. gén., janvier 1911, tome XIII, p. 42.
28. L. LAPICQUE. — Alcaloïdes et lipoïdes : hypothèse sur l'activité physiologique des alcaloïdes. — C. R. Soc. Biol. 4 Juillet 1914, t. LXXVII, p. 285.
29. L. LAPICQUE. — L'excitabilité en fonction du temps. Presses Universitaires. 1926.
30. L. LAPICQUE. — Un nouveau pas vers la théorie de l'excitation électrique, perturbation ionique, perturbation colloïdale et phénomène antagoniste. C. R. Soc. Biol., 20 mai 1927, tome XCVI, p. 619.
31. L. et M. LAPICQUE. — La loi d'excitation électrique et les décharges de condensateurs. C. R. Soc. Biol., 4 avril 1903, tome LV, p. 441-445.
32. L. et M. LAPICQUE. — Variation de la loi d'excitation électrique pour les muscles de la grenouille suivant la rapidité de la contraction. C. R. Soc. Biol., 4 avril 1903, tome LV, p. 445-448.
33. L. et M. LAPICQUE. — Recherche sur la loi d'excitation électrique. J. de Physiol. et de Path. gén., novembre 1903, tome V, p. 991.
34. L. et M. LAPICQUE. — Durée des processus d'excitation pour différents muscles. C. R. Soc. Biol. 18 mars 1905, tome LVIII, p. 501.
35. Excitabilité électrique de l'estomac de la grenouille. C. R. Soc. Biol. 24 juillet 1909, tome LXVII, p. 283.
36. L. et M. LAPICQUE. — Détermination de la Chronaxie par les décharges de condensateurs. C. R. Soc. Biol. 7 mai 1910, tome LXVIII, p. 797.
37. L. et M. LAPICQUE. — Durée utile des décharges de condensateurs; expériences sur l'escargot. C. R. Acad. des Sc., 10 juillet 1911, tome CLIII, p. 125.
38. L. et M. LAPICQUE. — Action de divers poisons musculaires (alcaloïdes) sur l'imbibition du muscle. C. R. Soc. Biol. 4 juillet 1914, tome LXXVII p. 288.
39. L. LAPICQUE et H. CARDOT. — Actions polaires antagonistes dans l'excitation électrique du cœur de l'escargot. C. R. Soc. Biol. 10 juillet 1909, tome LXVII, p. 115.

40. L. LAPICQUE et G. GAUDOU. — Réducteur de potentiel spécial pour la mesure de la chronaxie. C. R. Soc. Biol., 28 juin 1924, tome XCI, p. 265.
41. L. LAPICQUE et H. LAUGIER. — Accroissement de l'excitation électrique par son interruption momentanée. C. R. Soc. Biol., 20 mai 1927, tome XCVI, p. 616.
42. M. LAPICQUE. — Recherches sur l'excitabilité de divers muscles de vertébrés et d'invertébrés. Thèse de Sciences, Paris 1905.
43. M. LAPICQUE et M. NATTAN-LARRIER. — Actions antagonistes du Calcium et du Potassium sur l'imbibition et la chronaxie musculaire. C. R. Soc. Biol., 27 mars 1926, tome XCIV, p. 808.
44. M. LAPICQUE et M. NATTAN-LARRIER. — Modifications de l'imbibition et de la chronaxie du muscle strié suivant les variations du pH. C. R. Soc. Biol. 10 juillet 1926, tome XCV, p. 450.
45. H. LAUGIER. — Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture. Thèse de Sciences, Paris 1921. Paul Marmy.
46. K. LUCAS. — The analysis of complex excitable Tissues by their response to electric currents of short duration. Journ. of Physiol., vol. XXXV, n° 4, march 27, 1907.
47. S. R. MILLNER. — On the Polarization at a Metallic anode. The Philosophical Magazine 1905, vol. IX, p. 645.
48. NERNST. — Zür Théorie des Elektrischen Reizes. Archives de Pflüger, 1908, tome CXXII, p. 275.
49. OZORIO de ALMEIDA (Miguel) — Sur la théorie de l'excitation électrique des nerfs et des muscles. Annales de Physiologie et de physico-chimie biologique, avril 1917.
50. STEWART — Mammalian Smooth muscle. The Cat's Bladder Amer. Journ. Physiol., 1901, IV, p. 197.
51. R. TIGERSTEDT. — Zür théorie der elektrischen Erregung. hang. till K. svenska vet. akad. Handlingar Band 7, n° 7, Stockholm 1882.
52. K. UMRATH. — Zür théorie der elektrischen Erregung. Biologia generalis, vol. I, Nr, 3/4/5.
53. G. WEISS. — Sur la possibilité de rendre comparables entre eux les appareils servant à l'excitation électrique. Archives Italiennes de Biologie, 1901, tome XXXV, p. 440.
54. G. WEISS. — Excitation du nerf par deux ondes électriques successives et très courtes. C. R. Soc. Biol. 20 avril 1901, tome LIII, p. 400.
55. WOODWORTH. — Studies in the Contraction of Smooth Muscle. Amer. Journ. Physiol., 1900, III, p. 41.

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	I-VI
EXCITATION ELECTRIQUE	
PAR PASSAGE DE COURANT	
Excitation de fermeture	1
Excitation d'ouverture	2
	10
EXCITATION ELECTRIQUE	
PAR INTERRUPTION DE COURANT	
Historique	13
	14
RECHERCHES PERSONNELLES	
Dispositif expérimental	21
Excitation de fermeture	33
Excitation d'ouverture	52
LOCALISATION THERMIQUE DES EXCITATIONS PAR INTER-	
RUPTION DE COURANT	69
TEMPS UTILE D'INTERRUPTION	
Excitation de fermeture	76
Excitation d'ouverture	77
	84
ETUDE DU TEMPS DE PASSAGE PRÉCÉDANT L'INTERRUP-	
TION	87
ESSAI D'INTERPRÉTATION	97
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	119
BIBLIOGRAPHIE	123

rhéobase. L'apicque admet que, dans ces conditions expérimentales bien définies, lorsqu'on interrompt le courant la perturbation ionique et le phénomène antagoniste décroissent plus rapidement que la perturbation colloïdale, cause directe de l'excitation. Quand on referme le courant la perturbation ionique et le phénomène antagoniste sont presque revenus à 0; à ce moment il persiste encore dans le tissu un résidu d'excitation auquel s'ajoutera l'excitation produite par la nouvelle fermeture suivie du nouveau passage de courant. Le seuil pourra alors être atteint avec une intensité plus faible que si le courant n'avait pas été interrompu.

Dans ces expériences, la lacune se trouvait dans le passage du courant destiné à produire la première excitation de fermeture, alors que dans les nôtres, elle était pratiquée postérieurement à cette première excitation et très loin d'elle. Cette différence dans la position relative de la lacune et de cette première excitation de fermeture, pose le problème sous deux aspects tout-à-fait différents. car une lacune introduite dans un passage de courant rectangulaire modifie toujours les conditions d'apparition de la secousse de fermeture qui la suit.

La lacune pratiquée à l'intérieur d'une onde rectangulaire dont la durée totale est celle du temps utile se produit à un moment où l'état d'excitation du nerf est dans sa phase ascendante : le seuil n'a pas encore été atteint.

Dans nos interruptions de courant, la première excitation a eu lieu, (on le constate par l'observation); mais, comme le passage de courant a été prolongé avant sa suspension, l'état d'excitation du nerf a eu le temps de parcourir son cycle complet : phase ascendante, maximum, phase descendante. Il y a tout lieu d'admettre que le phénomène antagoniste s'est au contraire développé et se maintient à un niveau élevé, sous l'influence du courant qui continue à passer.

La constante établie pour les lois d'interruption semble bien caractériser le phénomène antagoniste en ce qui concerne sa décroissance dans le temps. S'il est vraiment

expérience, proportionnel au temps de passage du courant, qui traduisait bien l'existence du seuil fondamental d'intensité (rhéobase) ne rend pas compte des faits expérimentaux en ce qui concerne les courants lentement croissants.

LAPICQUE conçoit le phénomène antagoniste sous une toute autre forme : le passage d'un courant électrique dans un tissu excitable y développe deux phénomènes inverses : l'un qui détermine l'excitation, l'autre, en sens opposé, luttant à chaque instant contre le premier et qui ne saurait dépendre uniquement du temps écoulé depuis la fermeture du courant, comme le pensait Weiss. Il dépend de l'excitant lui-même, du courant électrique qui lui a donné naissance et c'est de ce point de vue que l'on peut rapprocher l'accommodation assez vague de Nernst de la conception de Lapique. Le phénomène antagoniste doit être en relation avec le niveau atteint à chaque instant par la perturbation excitante. « Le courant excitant s'il n'agit pendant un temps très court, relève devant lui le seuil qu'il doit franchir ».

Plus récemment (1927) Miguel Ozorio de Almeida (49) dans sa « théorie de l'excitation électrique des nerfs et des muscles » réunissant les deux concepts que nous venons de résumer, s'exprime ainsi : « deux phénomènes opposés se développent dans le nerf sous l'influence du courant électrique, l'un proportionnel à l'intensité du courant, et l'autre, en sens contraire proportionnel à la grandeur de la perturbation produite et au temps écoulé depuis le début ».

Nous signalons au passage cette théorie; il y a eu d'ailleurs à ce sujet entre MM. Lapique et Ozorio de Almeida une discussion verbale (Académie des Sciences de Rio de Janeiro) à la suite de laquelle l'auteur a apporté une correction à sa formule. Bien que rien n'ait été publié, Monsieur Lapique, après nous en avoir donné connaissance, nous a autorisée à y faire ainsi allusion.

L. Lapique avait admis tout d'abord (1908) (20)

Imp. O. DOUSSET, 47 bts, av. de Clichy, Paris (17^e)
